

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 33. BAND

DER GANZEN REIHE 133. BAND

ZWEITES HEFT

MIT 36 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1939

Flora. N. F. Band 33

Heft 2

S. 111—238, Jena, 8. 2. 1939

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
DOVŘÁK, B., Über die Bedingungen der Dornbildung bei <i>Robinia Pseudo-acacia</i> und Wachsstoff. Mit 5 Abbildungen im Text	111—130
HÖFLER, KARL, Nekrose in Sulfoharnstoff. Mit 5 Abbildungen im Text	131—142
HERTEL, WALTER, Beiträge zur Kenntnis maßhafter Beziehungen im Wasserhaushalt der Pflanzen. I: Untersuchungen über die Grundlagen der Meßmethodik und einige Meßergebnisse. Mit 23 Abbildungen im Text	143—214
RENNER, O., Kurze Mitteilungen über <i>Oenothera</i> . III: Über gigas- und hennigigas-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des cruciata-Merkmal. Mit 3 Abbildungen im Text	215—238

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften, Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1939 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Außerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Pflanzenareale

Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten

Unter Mitwirkung von

Ludwig Diels, Berlin, und G. Samuelsson, Stockholm

herausgegeben von

Dr. Emil Hannig
Prof. an der Universität Münster i. W.

und

Dr. Hubert Winkler
Prof. an der Universität Breslau

Zuletzt erschien:

4. Reihe, Heft 7:

Karte 61—70 / RM 7.50

Inhalt:

Cladoniaceae A. Zahlbr.

Zweiter Teil

Von Heinrich Sandstede, Bad Zwischenahn

10 Karten und 8 S. Text, sowie 2 S. Nachträge zum I. Teil (Reihe 3, Heft 6)

Der Schluß der Darstellung folgt in einem der nächsten Hefte

Über die Bedingungen der Dornbildung bei *Robinia Pseudoacacia* und Wuchsstoff.

Von B. Dvořák (Brünn).

(Aus dem Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Brünn.)

Mit 5 Abbildungen im Text.

586

I. Einleitung.

Die Bedingungen der Dornenbildung sind bisher noch nicht zur Genüge geklärt. Goebel (1928) gelangte diesbezüglich zu dem Schluß, daß die Dorn- und Stachelbildung von ganz bestimmten äußeren und inneren Faktoren abhängig sein muß. Im Gegensatz zu den Deutungen von Lothelier (1893), der bei Kultur in feuchter Luft die Dornenbildung unterdrückte, führte Goebel Fälle an, wo die inneren Faktoren maßgebend waren, die auch sonst beim Zustandekommen der Jugend- und Folgeform wichtig erschienen. Forschungen in neuerer Zeit haben ergeben, daß die inneren Beziehungen nicht allein durch die Ernährung, sondern durch Phytohormone vermittelt werden, deren Produktion und Wirkung in hohem Maße vom inneren Zustand der Pflanze abhängt.

Das Ziel der hier behandelten Versuche war vor allem die Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen des *Robinia*-Jahrestriebes aufzufinden und festzustellen, ob auch diese Beziehungen auf die Wirkung der Phytohormone zurückgeführt werden können. Ebenso wurde die Abhängigkeit der Jahrestriebe von anderen Pflanzenteilen in dieser Hinsicht geprüft, sowie die Wirkung verschiedener äußerer Bedingungen, was durch vergleichende Kulturversuche geschah, von denen Goebel Klarheit erwartete. Einbezogen sind auch Beobachtungen im Freien.

Material und Methodik. Zu den Versuchen verwendete man von *Robinia Pseudoacacia* teils Keimpflanzen, teils 3jährige Exemplare, die entweder im Glashaus oder im Freien gezogen wurden. Versuche an älteren Exemplaren wurden im botanischen Garten oder im Freien vorgenommen, und zwar an normalen Frühlingstrieben oder auch später an den nach dem Zuschneiden der Äste neu austreibenden Jahrestrieben. Aus Mangel an eigenen Phytohormonen der Zellstreckung wurde als Wuchsstoff β -Indolylessigsäure in Form der Lanolinpaste von verschiedener Konzentration (nach Laibach 1923 hergestellt) benützt. Alles Nähere über die Versuchsanstellung ist aus den Versuchsbeschreibungen zu ersehen.

II. Die inneren Bedingungen der Dornbildung.

1. Die Korrelationen im Jahrestrieb.

Da die *Robinia*-Dornen umgewandelte Nebenblätter sind, bestimmte man vorerst die Abhängigkeit ihrer Entwicklung von anderen Blatteilen. Am 24. Juli 1935 wurden auf einer Seite der Blattspindel alle mit einer Schere erreichbaren Fiederblättchen abgeschnitten. Bei der Beobachtung am 4. Okt. waren die Blattpolster gebogen und von der Seite der belassenen Blättchen abgeneigt. Die Stipellen waren auf der Seite der abgeschnittenen Fiederblättchen zurückgeblieben und die Dornen um 2,5—2,8 mm kleiner als auf der Seite mit den Fiederblättchen. Hier war die Durchschnittslänge der Dornen 15,2 mm, auf der Seite ohne Fiederblättchen 12,7 mm, und ihre Ansatzfläche um 1,5—2 mm kürzer. Diese Größenunterschiede hängen mit der Anzahl und Größe der Zellen zusammen. Zum Beispiel wurden in einem Falle in dem Dorn auf der operierten Blattseite 80 Gefäße, auf der intakten 130 gezählt, die einen um etwa $\frac{1}{3}$ größeren Durchmesser aufwiesen. Oberhalb des Blattpolsters in der Blattspindel und unterhalb desselben in der Achse war der Einfluß der Operation weniger deutlich.

Wurden in einem Versuch vom 30. Juli bis 30. Sept. alle Fiederblättchen bis auf ein Joch entfernt, so wuchsen die am Versuchsbeginn etwa 3 mm langen Dornen nur noch um 2 mm und hatten die Gefäße und die Gefäßbündel rund um $\frac{2}{3}$ weniger entwickelt, das Blattpolster blieb sehr klein, zylindrisch, wiewohl die Länge der belassenen Fiederblättchen mehr als das Doppelte betrug als die der Fiederblättchen der Kontrolltriebe, deren Dornen bis 17 mm lang waren. Auch die Stipellen waren unter dem einen belassenen Joch kleiner als bei den normalen Blättern, unter den abgeschnittenen Fiederblättchen waren sie ganz verkümmert. Die Dornentwicklung wurde ebenso verhindert, wenn an den Blattspindeln nur die Endblättchen belassen wurden. Es kam auch hier zu keiner kompensatorischen Vergrößerung der Dornen.

Die Abhängigkeit der Dornen von den Blattspreiten geht auch aus einem Versuch vom 19. Mai hervor, wo an jungen Jahrestrieben alle Blätter und der Gipfel entfernt und nur ein Dornpaar belassen wurde. Ganz junge Dornen vertrockneten, etwas ältere, aber noch grüne und weiche, wuchsen nach dieser Operation nicht mehr. Es kam hier auch zu keiner Korkbildung, trotzdem die austreibenden Überwinterungsknospen bei diesem im Freien ausgeführten Versuch abgeschnitten wurden. Zu einer Umwandlung von Dornen in Blätter

kam es in einem Versuch vom 14. Mai, wo austreibende, etwa 4—5 mm lange Knospen aller 2—3 mm langen Blätter beraubt wurden. Die obersten Blätter wurden vorerst zur Fortsetzung des Triebwachstums unbeschädigt gelassen und nach Erreichen einer Länge von 2—3 mm ebenfalls entfernt. Bereits nach einer Woche waren die basalsten Dornen 5—6 mm lang, nahmen an Dicke zu und verfärbten sich schwach grünlich statt rötlich. Am 2. Juni waren in 4 von 20 Fällen die Dornen zu einem Blatt von 5—15 mm Länge umgewandelt (Fig. 1). Die Spreite entwickelte sich nur auf der äußeren Seite der Dornbasis, und zwar nur auf einem der beiden zu einem Blatte gehörenden Dornen. Die Jahrestriebe waren hier 12—22 cm lang. Die Vorbedingung zu dieser Metamorphose war das fortgesetzte Abschneiden aller noch jungen Blätter, während das teilweise Entblättern der Jahrestriebe nur zu einer größeren Reduktion der Dornen führt. In einem Versuch vom 1. Juni wurden die Blätter an dem Jahrestrieb abwechselnd entfernt, mit dem Ergebnis, daß die Dornen unter den belassenen Blättern durchschnittlich 6,5 mm, die unter den abgeschnittenen 4 mm lang waren. Ihre entsprechenden Dicken waren 1,2 bzw. 0,75 mm. Entfernte man die Blätter an der Basis der jungen etwa 10 mm langen Jahrestriebe (24. April), so war die Dornreduktion am auffallendsten (auf 0,5—0,75 mm Länge). Es läßt sich demnach die übliche schwächere Entwicklung der basalen Dornen an den Jahrestrieben nicht auf die Hemmungswirkung der Blätter zurückführen.



Fig. 1. Metamorphose des Dorns zu einer Blättchenspreite, durch fortgesetzte Entblätterung der Jahrestriebe hervorgerufen.

Die Beziehungen zwischen den Dornen und der Achse des Jahrestriebes wurden durch Dekapitation oder durch Einschnitte geprüft. Zunächst wurde die Achse oberhalb eines jungen Blattes abgeschnitten und nur dieses einzige Blatt mit den kleinen Dornanlagen belassen (Versuchsdauer vom 16. Aug. bis 16. Okt.). Das Wachstum der Dornen war gehemmt, ihre größte Länge betrug 16 mm, während die Kontrolldornen an nicht dekapitierten Trieben desselben Baumes 25 mm lang waren. Die Zellstreckung war hier um $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ kleiner. Das belassene Blatt stellte sich in die Fortsetzung des dekapitierten Triebes ein, sein Blattpolster gestaltete sich zylindrisch und war um ungefähr $\frac{1}{3}$ dicker als an den unberührten Trieben. Wurden an dekapitierten

4—5 mm langen austreibenden Knospen alle Blätter entfernt, so vergrößerten sich die etwa 3 mm langen Dornen nicht mehr und begannen samt den Trieben zu vertrocknen, auch wenn die Axillare sorgfältig entfernt worden waren.

In anderen Versuchen wurde die direkte Verbindung der Dornen mit der Achse durch Einschnitte unterbrochen, und zwar entweder durch einen Quereinschnitt unter einem der beiden Dornen oder gleichzeitig auch durch einen Längseinschnitt gegen das Blatt (Versuchsdauer 24. Juli bis 18. Okt.). In beiden Fällen war die Dornbildung auf der Seite der Einschnitte stark gehemmt und die Dornen waren um die Hälfte kürzer (Fig. 2). Insbesondere blieb hier die Entwicklung des Sklerenchyms stark zurück. Durch die gleichzeitige Wachstums- hemmung des Blattpolsters auf dieser Seite neigt sich



Fig. 2. Rechts zwischen der Blattstielbasis und dem Dorn ein Längseinschnitt in der Achse. Der Dorn und die Blattpolsterhälfte auf dieser Seite verkümmert.

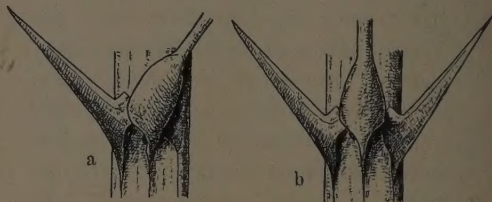


Fig. 3. a Rechts die Dornanlage entfernt. Das Blattpolster ist schwächer entwickelt und das Blatt neigt sich auf diese Seite. — b Kontrolle mit beiden unversehrten Dornen.

das ganze Blatt auf die Seite der Einschnitte, von denen sich der gehemmte Dorn durch das nachherige Wachstum der Achse abwendet. Man ersieht daraus, daß die unberührte Verbindung der Dornen mit der Achse des Jahrestriebes zu seiner normalen Entwicklung nötig ist.

Wie der Dorn auf die anliegenden Teile des Jahrestriebes einwirkt, ließ sich durch seine frühzeitige Entfernung nachweisen. Wurde in einem Versuch vom 6. Aug. bis 15. Okt. immer je ein ganz junger Dorn in der Reihenfolge am ganzen Jahrestrieb abgeschnitten, so neigte sich der Blattstiel auf die Seite des abgeschnittenen Dorns (Fig. 3). Das Blattpolster gestaltete sich konisch und ungleichseitig. Im anatomischen Aufbau des Blattpolsters und der Achse unter dem amputierten Dorn waren gewisse Unterschiede zu bemerken und dies besonders in der Größe der Gefäße. Nach oben zu verbreiterte sich dieser Einfluß nicht merklich.

2. Die Hemmungswirkung der β -Indolylessigsäure.

Um festzustellen, ob die Korrelationen zwischen den Dornen und anderen Teilen des Jahrestriebes durch den Wuchsstoff vermittelt sind, wurden unter Anwendung von β -Indolylessigsäure folgende Versuche angestellt. Am 7. Aug. wurde 0,5 % Heteroauxinpaste auf die Unterseite aller Fiederblättchen auf einer Seite der Blattspindel angebracht und die gegenüberliegenden unbehandelt gelassen. Zur Kontrolle wurden an anderen Blättern die Fiederblättchen auf einer Seite der Blattspindel ebenfalls unterseits mit Wasserpaste bestrichen und die gegenüberliegenden blieben wieder ohne Anstrich. Die Fiederblättchen mit Wuchsstoffpaste waren durchschnittlich 32 mm lang, hellgrün gefärbt und gefaltet, die Gegenblättchen 50 mm und normal ausgebreitet. Die Dornen auf der Wuchsstoffseite waren im Durchschnitt 13,6 mm lang, die ohne Wuchsstoff 17,3 mm. Die Kontrollblätter mit Wasserpastenanstrich ergaben die Durchschnittslänge der Fiederblättchen mit Anstrich von 60 mm, ohne Anstrich 70 mm. In beiden dieser Fälle waren die Fiederblättchen normal grün und ausgebreitet. Die Dornen auf der Seite mit Wasserpaste waren durchschnittlich 17 mm, auf der unbestrichenen Seite 18 mm lang. Dies ergibt eine Differenz von ungefähr 5 %, während der Längenunterschied der Dornen auf der Wuchsstoffseite zu den auf der unbehandelten Blattseite 21 % betrug. Die Hemmungswirkung der Wuchsstoffseite griff aber auch auf die gegenüberliegenden unbestrichenen Fiederblättchen über. Die ganze Blattspindel war zu der Seite mit Wuchsstoffpaste bogenförmig gekrümmt und das Blattpolster war hier konkav ausgebildet. Am auffallendsten war aber die bogenförmige Aufwärtskrümmung der Dornen auf der Seite der Wuchsstoffpaste, die eine gewisse Hyponastie der Dornen hervorgerufen hat, während sich die behandelten Fiederblättchen, wie gewöhnlich, epinastisch abwärts neigten (Fig. 4). Wurden die Blätter auf der ganzen Unter- oder Oberseite mit den Pasten bestrichen, so ergaben sich ähnliche Unterschiede. Zur Kontrolle dienten normale, unbestrichene Blätter. In einem Versuch vom 9. Juli bis 25. Aug. waren die Unterschiede folgende: Wasserpaste auf der Blattunterseite und unbestrichene Blätter: Längenunterschied der Blätter bis 30 %, der Dornen bis 7 %; Wasserpaste auf der Blattoberseite: Längenunterschied der Blätter bis 7 %, der Dornen bis 2,5 %. Heteroauxinpaste auf der Blattunterseite: Längenunterschied der Blätter 46 %, der Dornen bis 16 %; Heteroauxin auf der Blattoberseite 19 % bzw. 23 %. Die Wuchsstoffpaste wirkte

auch hier schädigend auf die Blätter, da zur Zeit der Messung von 19 nur 9 einzelne Fiederblättchen trugen. Und dennoch kann man aus diesen Versuchen schließen, daß man die Dornenlänge durch den Anstrich der zugehörigen Blattspreiten mit Wuchsstoffpaste beeinflussen kann.

Es wurden auch ganze austreibende Knospen entweder mit Wuchsstoff- oder mit Wasserpaste bestrichen und die Anstriche an

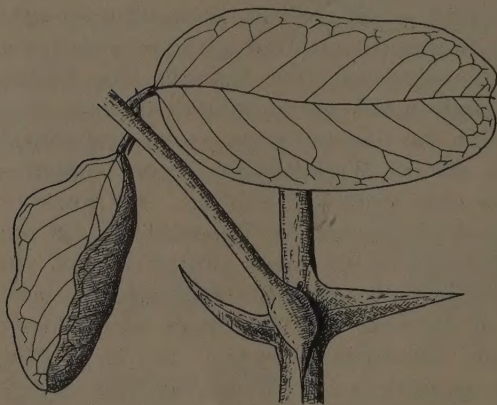


Fig. 4. Alle Fiederblättchen auf der linken Seite der Blattspindel mit 0,5 % β -Indolylessigsäurepaste bestrichen. Der Dorn kleiner und hyponastisch gekrümmt, das ganze Blatt auf diese Seite verbogen.

den Internodien im Verlauf des Versuchs mehrmals wiederholt. Nach 22 Tagen ergaben sich im Vergleich mit den unbestrichenen Jahrestrieben folgende Ausmaße: Durchschnittslängender unbehandelten Jahrestriebe 470 mm, die der mit Wasserpaste bestrichenen 360 mm, mit Wuchsstoffpaste 53 mm; ihre Blattzahl 19, 15 bzw. 9; die Blattlängen 96, 90, 5,8 mm; die Dornlängen 4,8, 3,8 bzw. 1,3 mm. Die

Wuchsstofftriebe waren gelbgrün, stellenweise mit rötlichen Anschwellungen, die auf die Hypertrophie der äußeren Gewebe zurückzuführen waren, während das Holz bis auf $\frac{2}{5}$ des Holzteiles der normalen Jahrestriebe von entsprechender Dicke reduziert war. Die Blätter waren unvollkommen entfaltet, die Dornen sehr kurz und nur blaßgelb gefärbt.

Erfolglos blieben die bisherigen Versuche bei Einwirkung der Wuchsstoffpaste durch die Achse auf die Dornen, wo die Epidermis entweder ober- oder unterhalb eines der beiden Dornen abgeschabt und die entblößte Stelle mit Wuchsstoffpaste bestrichen wurde. Die Dornen und die Blätter entwickelten sich ganz normal. Dasselbe Ergebnis war, wenn in die Achse unter dem Blatt ein Längsschnitt geführt und in diesen ein Deckglas eingeklemmt wurde, um die Wuchsstoffpaste nur auf die eine Seite des Längsschnittes auftragen zu können. Die Blätter waren wohl dadurch etwa um $\frac{1}{3}$ kürzer, aber

die Fiederblättchen und die Dornen auf beiden Seiten gleichmäßig entwickelt. Entsprechend dem oben angeführten Versuch mit der Wirkung von der Achse auf die Dornentwicklung zeigte sich kein stärkeres Wachstum und deswegen auch kein Wachstumsunterschied, wenn an jungen Jahrestrieben der Gipfel oberhalb nur eines belassenen Blattes entfernt, die Achse median gespalten und auf der Querschnittfläche einerseits mit Wuchsstoffpaste, andererseits mit Wasserpaste bestrichen wurde.

Um die Wirkung der Wuchsstoffpaste auf die Dornen selbst zu prüfen, wurde die Spitze an etwa 10 mm langen Dornen ungefähr um 1 mm abgeschnitten und einer der beiden Dornen an der Schnittfläche mit 0,5% Wuchsstoff- bzw. mit Wasserpaste bestrichen, während der andere, ebenfalls zugeschnittene unbehandelt blieb (Versuchsdauer vom 16. Juli bis 25. Aug.). Am Ende des Versuchs war die Durchschnittslänge der mit Wasserpaste bestrichenen Dornen 14,7 mm, die der gegenüberliegenden Kontrolldornen 24,4 mm; die mit

Wuchsstoffpaste behandelten Dornen waren durchschnittlich 19 mm, die dazugehörigen Kontrolldornen 23,2 mm lang (Fig. 5). Durch die unmittelbare Einwirkung des Wuchsstoffs krümmten sich die Dornen mit ihren Enden nach

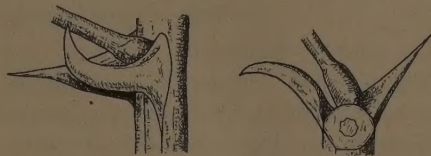


Fig. 5. Der Dorn rechts vom Blattstiel mit 0,5% β -Indolylessigsäurepaste, der links unbestrichen belassen. Hyponastische Verbiegung des mit Wuchsstoffpaste behandelten Dorns.

oben zu und neigten sich zugleich vom Blatte ab, genau so wie in dem oben angeführten Versuch mit der Einwirkung der Wuchsstoffpaste von einer Seite des Blattes. Die mit Wasserpaste behandelten Dornen blieben in ihrer Form unverändert, wiewohl sie sich auch um ein Geringes vom Blatte wegneigten. Beachtenswert ist, daß die Dornen mit Wasserpaste beinahe um 40%, die mit Wuchsstoffpaste aber nur um 15% kürzer als die jeweiligen Kontrolldornen waren. Ähnliche Wachstumsunterschiede wurden auch dann beobachtet, wenn beide Dornen bei den aufeinanderfolgenden Blättern auf dieselbe Weise mit Wuchsstoff- bzw. Wasserpaste bestrichen und mit den unbestrichenen, jedoch auch entspitzen Dornen verglichen wurden. Die Dornen ohne Anstrich waren durchschnittlich 14,5 mm, mit Wasserpaste 6,9 mm und die mit Wuchsstoffpaste 8 mm lang. Je nach der Konzentration der Wuchsstoffpaste war das hyponastische Wachstum der Dornen verschieden. Bei 0,5% waren sie stark nach oben gekrümmt, bei 0,1% nur leicht gekrümmt und fast von gleicher Länge

wie die unbehandelten Dornen, bei 0,02% Wuchsstoffpaste waren sie von normaler Form und derselben Länge wie die Kontrolldornen. Wurde ein Dorn mit der Wuchsstoffpaste 0,5% nur an der Basis, der gegenüberliegende aber an der Spitze bestrichen, so wies der unten bestrichene eine im Durchschnitt um 27% geringere Länge auf (28. Juni bis 22. Juli). Das Blatt neigte sich für gewöhnlich auf die Seite des mit Paste behandelten Dorns durch das stärkere Wachstum des Blattpolsters auf der Seite des unbehandelten Dorns. Daraus läßt sich auf die Abhängigkeit der Blattbasis von dem Dorn schließen. Es ließ sich aber auch nach Abschneiden der ganzen Dornen und Bestreichen ihrer Schnittflächen mit Wuchsstoff- bzw. mit Wasserpaste ein deutlicher Wachstumsunterschied der beiden Seiten des Blattpolsters wahrnehmen. Auf der Seite mit Wuchsstoffpaste war der Zuwachs um $\frac{1}{2} - \frac{3}{4}$ mm im Vergleich zur Wasserpastenseite kürzer.

3. Regenerationsversuche mit Dornen.

Isolierte Dornen, in feuchtem Sand eingesetzt, wiesen keine Regeneration auf. Die basale Schnittfläche blieb unverändert, ebenso wie die apikale, wenn die Spitze abgeschnitten wurde; ob sie älter oder jünger waren, immer starben sie bald ab. Deshalb wurden einige diesbezügliche Operationen an den in Verbindung mit der Pflanze belassenen Dornen ausgeführt. Durch seitliche Einschnitte etwa in der Mitte an jungen Dornen blieben sie im Längenwachstum um ungefähr 2 mm zurück, ihre Insertion war um 1 bis 1,5 mm kleiner. Die Spitze oberhalb des Einschnittes hat sich zwar weiterentwickelt, doch waren die Zellen kleiner, der Holzteil spärlicher, die Gefäßweite etwa um die Hälfte kleiner als in den unberührten Kontrolldornen. Die Operation am Dorn bewirkte eine Streckungshemmung in der anliegenden Blattpolsterhälfte und deswegen krümmte sich der Blattstiel zur Seite des operierten Dorns. Verkürzte man einen der beiden Dornen durch einen Querschnitt auf 3 mm, so wurde das Wachstum deutlich, jedoch nach der Entwicklungsphase der Dornen ungleich, behindert. In nachfolgender Zahlenzusammenstellung bezieht sich die erste Zahlenreihe auf die Längen der Dornen vor der Operation am 3. Aug. in der Knotenreihenfolge am Jahrestrieb. Die beiden nächsten Zahlenreihen geben die Längen am 20. Okt., und zwar die erste davon an unberührten, die zweite an auf 3 mm verkürzten Dornen:

14	14	13,5	11	10,5	10	8	6	5	5
14	14	16	16	15,6	17,5	19	19	20,5	20
3	3	3	4	5	8	11	12	19	19 mm

Man ersieht daraus, daß sich die belassenen, obwohl noch unreifen Dornbasen an den untersten Knoten des Jahrestriebes nicht vergrößert hatten, während die obersten ganz jungen Dornen beinahe die normale Länge erreichten. In einem anderen Versuch, wo ganz junge Dornen auf die Hälfte verkleinert wurden, waren diese Dornen am Versuchsschluß nur um 2 mm kürzer als die 18—20 mm langen unberührten Dornen. Ihre Dicke war gleich. Die Abwendung der Blattspindel von den intakten Dornen beschränkte sich in beiden Versuchen nur auf die zur Zeit der Operation weder zu alten noch zu jungen Dornen. Bei letzteren glich sich das Wachstumsverhältnis in beiden Seiten des Blattpolsters aus, an den älteren Knoten waren die Blattpolster eines unterschiedlichen Wachstums nicht mehr fähig. An median gespaltenen Dornen vertrockneten beide Hälften von der Spitze ab, und es blieb ein Längsteil nur dann am Leben, wenn der Schnitt nicht genau median geführt wurde und ihm dadurch ein größerer Teil der Gefäßbündel erhalten blieb.

Außer den Operationen wurde auch der Einfluß von mechanischen Wachstumshemmungen an den Dornen geprüft. Wurden junge noch weiche, 5—6 mm lange Dornen ungefähr in der Mitte fest mit Draht umwickelt, so verdickte sich der Dorn im weiteren Wachstum unter der Drahtschlinge stark, während die Spitze, allerdings nur bei 12 von 23 Versuchsdornen am Leben erhalten, dünn und unverändert blieb. Die unberührten Dornen streckten sich um 3—4 mm, die mit Draht umwickelten nur um 2 mm. In einem anderen Falle, wo die jungen Dornen eingegipst wurden, waren sie in ihrem Wachstum und Gewebedifferenzierung stark gehemmt. Die Anzahl der Zellen blieb unverändert, und das Sklerenchym war nur undeutlich sowie in Dornen, die mit Stanniol oder feuchter Watte umgeben wurden.

4. Die Korrelationen außerhalb des Jahrestriebes.

Die Beobachtungen im Freien gaben Anlaß zu Versuchen über die Abhängigkeit der Dornentwicklung von der korrelativen Einwirkung anderer, außerhalb des Jahrestriebes liegender Pflanzenteile. Hierzu verwendete man möglichst gleichmäßig entwickelte 3jährige Exemplare, welche in hohen Töpfen gezogen wurden. Zunächst wurde die Wirkung des Wurzelsystems auf die Dornbildung geprüft. In einem Versuch vom 1. April bis 29. Aug. 1935 stellte man drei Versuchsserien in einem Glashaus nebeneinander: In der 1. Serie wurde die Wurzel ganz belassen, in der 2. auf die Hälfte, in der 3. Serie auf $\frac{1}{5}$ verkürzt. Am Schlusse des Versuchs wurden die in der nach-

folgenden Tabelle enthaltenen Durchschnittswerte festgestellt, aus denen ersichtlich ist, daß die Dornentwicklung durch die Wurzelverstümmelung sehr stark gehemmt wird. Demgegenüber sind die Unterschiede zwischen den anderen Teilen der Jahrestriebe von geringerem Ausmaß.

Wurzel:	ganz	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$
Dornlänge:	1,7	0,24	0,16
Trieblänge:	156	123	123
Blattlänge:	135	119	125
Blattzahl:	300	223	239

Eine Analogie zu der starken, mehr als zehnfachen Längenreduktion der Dornen infolge der Wurzelverstümmelung kann man in der Natur in dem auffallenden Unterschied der Dornentwicklung einerseits an den Stockloden, andererseits an den normalen Jahrestrieben der Baumkrone sehen. An den letzteren sind die Dornen oft fast unmerklich, während sie an den Stockausschlägen äußerst stark hervortreten. Man kann von den Stockloden annehmen, daß an ihnen die Dornentwicklung besonders durch die Nähe des Wurzelsystems gefördert wird, während sie in der Baumkrone durch die Wechselbeziehungen mit dem assimilatorischen System gehemmt wird. Dem entspricht, daß die Sproß- im Gegensatz zu der Wurzelverstümmelung zur Vergrößerung der Dornen führt. In einem Versuch vom 30. März bis 27. Aug. wurde die Sproßachse auf die Hälfte bzw. auf $\frac{1}{3}$ verkleinert, mit dem aus der nachfolgenden Übersicht der Durchschnittswerte ersichtlichen Ergebnissen:

Sproß:	ganz	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$
Dornlänge:	1,7	2,5	1,8
Trieblänge:	156	379	312
Blattlänge:	135	155	123
Blattzahl:	300	173	151

Der größten Durchschnittslänge der Jahrestriebe und der Blätter an Exemplaren mit auf die Hälfte verkleinertem Sproß entspricht die größte Dornlänge in diesem Versuch. Daß dies jedoch bei den auf $\frac{1}{3}$ verkleinerten Sprossen nicht der Fall ist, kann dadurch erklärt werden, daß die Basalanlagen, welche hier übrigblieben, in der Blatt- und Dornentwicklung gehemmt werden. Ebenso sind bei der normalen Entwicklung des Jahrestriebes die an seiner Basis stehenden Dornen kleiner als die darauf folgenden. Ähnliches ließ sich auch in Versuchen wahrnehmen, in denen am ganzen Sproß vor dem Austreiben nur eine einzige Winterknospe gelassen wurde entweder oben oder in der Mitte oder aber unten. Die Durchschnittswerte aus diesem Versuch sind wie folgt:

Knospe belassen:	oben	in der Mitte	unten
Dornlänge:	4,8	4,4	4,5
Trieb länge:	300	314	270
Blattlänge:	156	144	142
Blattzahl:	151	147	138

Die Kontrollpflanzen mit allen belassenen Winterknospen waren dieselben wie in den zwei vorhergehenden Versuchen. Gegenüber der Durchschnittslänge der Dornen an diesen Kontrollen von 1,7 mm steigert sich nach der Reduktion der Winterknospenanzahl die Dornentwicklung fast um das Dreifache. Daß die größte Dornlänge im Durchschnitt an dem oben entwickelten Jahrestrieb erreicht wurde, weist darauf hin, daß es hier weniger auf die Nähe des Bodens bzw. Wurzelsystems als auf die hemmende Einwirkung der einzelnen Sproßteile ankommt.

III. Die äußeren Bedingungen der Dornbildung.

Um festzustellen, wie äußere Bedingungen auf die Dornentwicklung an unberührten Pflanzen einwirken, wurden in Töpfen an 3jährigen Exemplaren Versuche angestellt und auch andere Jahrestriebeile in Betracht gezogen. In einem Versuch vom 3. April bis 23. Sept. wurde der Einfluß der Feuchtigkeit oder Trockenheit des Bodens bzw. der Luft beobachtet. Damit die feuchte Atmosphäre um den austreibenden Sproß erhalten bleibt, wurden runde Blechplatten mit Einschnitten für den Sproß auf den Topfrand gelegt und über den ganzen Sproß eine Glasglocke gestülpt. Das Versuchsergebnis ist aus folgender Tabelle ersichtlich:

	Durchschnittslänge der		
	Dornen	Blätter	Triebe
Boden trocken, Luft feucht	0,5	58	88
„ feucht, „ feucht	0,5	65	163
„ trocken, „ trocken	1,0	48	45
„ feucht, „ trocken	1,8	124	153

Der Einfluß verschiedener Bodenfeuchtigkeit, die nach dem vorhergehenden Versuch von besonderer Wichtigkeit ist, wurde noch in einem anderen Versuch vom 1. April bis 12. Sept. geprüft, in welchem der Boden vier verschiedene Feuchtigkeitsgrade aufwies. Der Sproß befand sich in freier Luft:

Boden	Dornlänge	Blattlänge	Trieb länge	Blattzahl
sehr feucht	2,3	172	189	286
feucht	2,0	93	101	224
normal	1,8	133	123	285
trocken	1,0	53	58	208

Da sich die Dornen, wie bereits aus den Zahlen ersichtlich, in den Topfkulturen sehr beschränkt entwickeln, wurden Versuche im

Freien so angestellt, daß über einige Triebe Glasglocken gestülpt wurden, um diese in feuchter Atmosphäre während der ganzen Entwicklung zu halten. Die freigelassenen Kontrolltriebe wiesen einen Durchschnittszuwachs von 260 mm auf, wonach ihr Wachstum beendet war. Die Blätter erreichten eine Länge von 200 mm, die Fiederblättchen von 50 mm. Die Dornen waren 14 mm lang, die ziemlich zähen Stipellen 3 mm. Die Triebe unter den Glasglocken setzten ihr Wachstum fort bis zu einer Durchschnittslänge von 376 mm. Die Blätter waren 70 mm, die Fiederblättchen 10 mm, die Dornen 3 mm, die fast haarartigen Stipellen 1 mm lang. Die Epidermis und das Kohlenchym war an den Dornen im Feuchten etwa 2mal stärker, das Sklerenchym und das Holz aber um die Hälfte schwächer ausgebildet als an den Kontrolldornen. Die gleiche Reduktion betrifft auch die Blattpolsterzellen.

Fügte man dem Boden in den Töpfen in einem Versuch vom 4. April bis 8. Okt. Kochsalzlösungen von verschiedener Konzentration hinzu, so erhielt man folgende Durchschnittswerte (NaCl in g auf 2 kg lufttrockener Erde pro Topf angegeben):

NaCl	Dornlänge	Blattlänge	Trieblänge	Blattzahl
0	1,8	140	133	326
1	1,6	141	173	187
2	1,0	135	118	191
4	1,0	128	122	200

Vor allem infolge der Steigerung des osmotischen Druckes der Bodenlösung nimmt die Dornbildung bedeutend ab. Dies konnte man auch in Versuchen mit verschiedenen künstlichen Düngemitteln bemerken, welche jedoch, je nach ihrer Qualität, die Dornentwicklung sowohl an 3-jährigen wie auch an Keimpflanzen ungleich beeinflussten. Aus einem Versuch vom 2. April bis 7. Okt., auf welchen sich die nachfolgende Zahlenübersicht bezieht, kann man die fördernde Wirkung des Superphosphates und des Kalisalzes und die hemmende des Chilesalpeters sehen. (Düngemittel in g auf 2 kg Erde pro Topf.)

	g	Dornen	Durchschnittslänge Blätter	Triebe	Blattzahl
Superphosphat	0,5	2,3	186	151	196
	1,5	1,6	213	162	182
Kalisalz	0,5	2,1	185	155	250
	1,5	1,6	203	136	133
Chilesalpeter	0,5	1,2	180	160	243
	1,5	0,7	111	138	241
Kontrolle	0	1,8	147	135	316

Böden von verschiedener Art und Azidität wurden in einem Versuch vom 4. April bis 9. Okt. mit nachfolgendem Ergebnis geprüft:

	Dornen	Durchschnittslänge		Blattzahl
		Blätter	Triebe	
Sand- und Gartenerde	3,4	148	530	231
bloßer Sand	1,8	121	562	231
Gartenerde	1,5	138	437	265
Mooreerde	0,9	106	338	208

Hieraus ist ersichtlich, daß reichlich angefeuchteter Sand, besonders dann, wenn dieser mit Gartenerde zu gleichen Teilen vermischt wurde, die Dornentwicklung stark fördert, während die Mooreerde wahrscheinlich besonders infolge ihrer sauren Reaktion die Dornbildung hemmt.

Die Einwirkung der Beleuchtung auf die Dornbildung wurde so geprüft, daß man einige Pflanzen vollem Tageslicht, am lichtexponierten Platz, andere an mehr oder weniger schattigen Plätzen aussetzte oder aber ganz verdunkelte. Einen diesbezüglichen Versuch vom 1. April bis 26. Sept. gibt die nachfolgende Zahlenübersicht wieder:

	Dornen	Durchschnittslänge		Blattzahl
		Blätter	Triebe	
Licht	1,6	128	126	229
Schatten	0,9	142	159	221
Tiefschatten	0,4	92	171	312
Dunkel	0,2	58	396	173

Die Entziehung des Lichtes hat eine weitgehende Reduktion der Dornen zur Folge, die im Tiefschatten und Dunkeln nur sehr schwach bis fadenförmig entwickelt sind und schließlich ganz abfallen.

Daß eine höhere Temperatur einen fördernden Einfluß auf die Dornbildung ausübt, folgt aus einem Versuche vom 1. April bis 4. Okt., in welchem einige Pflanzen im Freien bei relativ niedriger Frühjahrs-temperatur austrieben, einige wieder im temperierten bzw. im warmen Glashaus gehalten wurden.

Temperatur	Dornen	Durchschnittslänge		Blattzahl
		Blätter	Triebe	
niedrig	1,6	114	87	162
mäßig	1,8	135	156	300
hoch	5,1	150	207	350

Mit den Versuchen über die Einwirkung von äußeren Bedingungen können Beobachtungen im Freien verglichen werden, die die Abhängigkeit der Längenentwicklung der Dornen von der Lage kleiner Bäume und besonders der Sträucher, je nach der Himmelsrichtung, ob in der Ebene oder am Hügel, betreffen. Wie groß die Unterschiede mitunter sein können, zeigen die folgenden Vergleichswerte, die sich auf die Längenmessung von mehreren tausend Dornen in der Umgebung von Brünn beziehen. Setzt man die Befunde am sonnigen Südhang für die Dorn- und Blattlänge jedesmal = 100, so resultieren für andere Kombinationen:

	Dornlänge	Blattlänge
Abhang, Sonne, Süd	100	100
„ „ Ost	71	91
„ „ West	61	99
„ „ Nord	37	95
„ Schatten, Süd	55	127
„ „ Ost	66	101
„ „ West	50	111
„ „ Nord	29	104
Ebene, Sonne	82	94
„ Schatten	52	118

In der Übersicht bemerkt man, daß die Dornlänge am sonnigen Standort zunimmt, am schattigen abnimmt, mit dem größten Unterschied zwischen der Kombination: Abhang, Sonne, Süd und Abhang, Schatten, Nord. Doch dürften neben der ungleichen Beleuchtung auch andere Standortsfaktoren einflußreich sein, vor allem die Wärme. Dadurch könnte der Abfall in der Kombination Abhang, Schatten, Süd erklärt werden.

Anhangsweise sollen noch einige Gestaltungsabweichungen der Dornen beschrieben werden, welche im Freien, nach starkem Zurückschneiden der Bäume, durch das sehr rasche Heranwachsen der neuen Jahrestriebe bedingt werden. Die Folge davon ist, daß sich die Triebe häufig unregelmäßig verbiegen. In den Winkeln solcher Verbiegungen beobachtet man oft schwimnhautartig zusammengewachsene Dornen, welche zwei verschiedenen aufeinanderfolgenden Blättern zugehören. Diese Verwachsung tritt nur bei einander zugekehrten Dornen ein, während die beiden anderen der beiden Dornpaare sich normal ausbilden. Seltener kommen solche Dornverschmelzungen ohne Biegung vor. Dagegen verwachsen die Dornen an ihrer Basis viel öfter. Im Falle, daß sich zwischen zwei Knoten kein Internodium bildet, so daß zwei Blätter nebeneinander zu stehen kommen, vereinigen sich die zwei einander genäherten Dornen zu einem einzigen mit einer oder auch zwei Spitzen. Zu einer Verwachsung von beiden zu einem Blatt gehörenden Dornen kommt es nur dann, wenn die Blattspreite völlig verkümmert. Es kann sich aber auch von beiden Dornen nur einer entwickeln, während der andere ohne sichtbaren Grund völlig oder bis auf eine winzige Spitze von etwa 1 mm Länge verkümmert erscheint. Einzeln, ohne Blätter und ohne Achselknospen bzw. Axillare, an der Achse der Jahrestriebe stehende Dornen sind keine Seltenheit, welche oft in mehrere Spitzen auslaufen, wobei das Gefäßbündel ein einheitliches Aussehen zeigen kann. Solche alleinstehende Dornen können durch abnorme Achsenverlängerung zwischen den Dornen desselben Blattes zustande kommen. Nicht selten läuft der Dorn mit weit

ausgezogener hautartiger Basis tief an der Achse herab. Viele solcher Formabweichungen treten an faszierten Jahrestrieben auf. Doch kommen auch Verwachsungen anderer Organe bei *Robinia Pseudoacacia* nicht selten vor (vgl. Penzig, 1921).

IV. Besprechung der Versuchsergebnisse.

Auf die Entwicklung der Dornen bei *Robinia Pseudoacacia* wirken nach den beschriebenen Versuchen Korrelationen entweder fördernd oder hemmend, die wieder von verschiedenen äußeren Bedingungen beeinflusst werden können. Wie bereits Goebel (1928) auseinanderteilte, sind hier die Verhältnisse viel komplizierter als man zuerst nach einigen Versuchen über den Einfluß von Feuchtigkeit (Lothelier, 1893) annahm. Es ist zunächst hervorzuheben, daß die Entwicklung der Dornen bei *Robinia* besonders durch die ihnen am nächsten stehenden Teile beeinflusst wird. Als Bestandteile der Blätter, deren Stipulae sie vorstellen, hängen sie vor allem von der Entwicklung der Blattspreiten ab und vermögen auch umgekehrt die Entwicklung wenigstens der basalsten Teile der Blätter, zu welchen sie gehören, zu beeinflussen. Diese Korrelation scheint eine direkte zu sein, wie zwischen den sich entfaltenden Blättern und Internodien (Snow, 1937), da durch das Abschneiden der Fiederblättchen auf einer Seite des Blattes der anliegende Dorn im Wachstum zurückbleibt und umgekehrt Operationen an einem Dorn zur Wachstumshemmung der anliegenden Blattpolsterhälfte führen. An starken Jahrestrieben sind die Blätter und die Dornen auch stark entwickelt, wie Reitsma (1907) für das Verhalten der Blattspreite und blattartiger Nebenblätter einiger *Vicieen* anführt, wogegen Goebel (1928) nach frühzeitigem Abschneiden der Blattspreiten bei *Vicia Faba* ein starkes kompensatives Wachstum der Nebenblätter hervorgerufen hat. Ob die Förderung der *Robinia*-Dornen durch die Fiederblättchen hormonal vermittelt wird, kann nach den bisherigen Versuchen nicht behauptet werden, da größere Dosen von β -Indolylessigsäure, deren Einwirkung bereits unphysiologisch erscheint, benutzt werden mußten, um nach deren Auftragen auf die Fiederblättchen eine sichtbare Wachstumsveränderung der Dornen zu erhalten. In diesem Falle aber wirkte der Wuchsstoff hemmend auf die Entwicklung der Dornen, wie bereits zum Teil die Lanolinpaste ohne Wuchsstoff, da hierdurch das Streckungswachstum der jungen Blätter beeinträchtigt wird. Anders ist es, wenn man beim Austreiben der Winterknospen die inneren Verhältnisse durch vorsichtiges Abschneiden der Blätter verändert, so daß sich die Dornen zu Blättern umbilden

(Umwandlungen von Dornen zu krautigen, lanzettlich linearen Blattbildungen kommen auch in der Natur vor, Meehan 1875 u. a.). Zwischen dieser Metamorphose und der normalen Dornentwicklung bestehen zweifelsohne viele Übergänge. Dadurch wird erklärlich, daß die Dornentwicklung je nach den Versuchsbedingungen so stark variiert, und daß das Verhältnis zwischen dem Dorn und der Blattspreite oft nicht dem oben angedeuteten direkten Verhältnis entspricht. So kommen bei der Reduktion der an einem jungen Jahrestrieb befindlichen Blattanlagen bis auf eine einzige und bei Dekapitation des Jahrestriebes die belassenen Blattflächen zu einer übernormalen Entwicklung und doch sind die Dornen im Wachstum zurückgeblieben. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß die Blattspreiten- und Dornanlagen ungleich auf die durch so grobe Operationen eingeleitete Veränderung der inneren Bedingungen reagieren. Die statistisch festgestellte Abhängigkeit der Dorn- und Blattentwicklung im Freien bekräftigt diese Annahme, da sie auch auf ungleiche Beziehungen zwischen Blättern und Stacheln hinweist.

Hierdurch ist erklärlich, daß die Dornentwicklung so stark, aber doch regelmäßig variiert, wenn man die inneren Bedingungen im Jahrestrieb durch Behandlung anderer Teile verändert, wie z. B. durch Reduktion der Wurzel oder anderer Sproßteile. Sowie in anderen Korrelationsversuchen mit Bäumen, läßt sich auch hier beobachten, daß die inneren Hemmungen in diesen komplizierten Sproßsystemen im Verlauf ihrer weiteren Entfaltung immer zunehmen (Mogk 1914, Münch 1932, Söding 1934). Durch gewisse äußere Bedingungen werden diese Hemmungen noch gesteigert, und wie aus den Vergleichstabellen ersichtlich ist, wirken sie auf die Entfaltung verschiedener Teile der Jahrestriebe sehr ungleich. In dieser Beziehung kann auf andere Fälle der Dornenbildung hingewiesen werden. Das Unterdrücken der Dornenbildung und die gleichzeitige Förderung der Blattentfaltung bei *Ulex* nimmt Goebel (1928) als einen Rückschlag zur Jugendform an und findet dies durch die Untersuchungen von Zeidler (1911) und Vischer (1915) an Jugend- und Folgeformen bestätigt. Letzterer hat an *Ulex* Kulturversuche mit verschiedenen Stickstoffsalzen und Feuchtigkeiten angestellt und den Wassergehalt und die Asche bestimmt. Die Dornen wurden von ihm als Hemmungsbildungen erklärt, bedingt durch übermäßige Anhäufung von Assimilaten und Mangel an Nährsalzen. Die Feststellung des Wasser-, Asche- und Kohlehydratgehaltes in *Robinia*-Jahrestrieben einerseits mit stark entwickelten, andererseits mit ganz verkümmerten Dornen (jene von den Stock-

ausschlagen, diese von der Baumkrone genommen) führten zu keinem regelmäßigen Ergebnis, und dies ist wahrscheinlich nicht allein dem nur wenig vergleichbaren Material zuzuschreiben, da es oft schwierig war, vergleichbare Triebe mit Dornen und ohne solche an demselben Baum zu finden. Man begegnete hier gleichartigen Schwankungen wie bei der Blütenbildung, die auch mit dem Verhältnis von Kohlehydraten zu Nährsalzen in Zusammenhang gebracht wurde, was jedoch nach Knodel (1936) unberechtigt ist. Auch die Annahme, daß die Dornen Hemmungsbildungen vorstellen, ist bei *Robinia* unzutreffend, wie dies Versuche sowohl mit inneren als auch mit äußeren Bedingungen zeigten. Letztere können nicht einfach als direkte Beeinflussungen der Versuchspflanzen gedeutet werden, so z. B. die Wirkung von Salzen verschiedener Qualität und Konzentration im Boden, ungleicher Feuchtigkeit, Beleuchtung oder Temperatur. Es mag von der Feststellung Molliards (1907) gelten, daß *Ulex* in dampfgesättigter Luft Dornen bildete, wenn zu der Nährlösung bis 15% Glukose zugesetzt wurde. Diese Glukose wirkte genau so wie Trockenheit bei starkem Licht, obwohl die Pflanzen in feuchter Luft gezogen wurden. Jedenfalls scheint die Korrelationswirkung vom Sproß- und Wurzelsystem für die Dornbildung von *Robinia* von größter Bedeutung zu sein. Fördert man das Wurzelsystem in seiner Entwicklung oder Funktion, so kommt es zu einer gesteigerten Dornbildung, was auf eine spezifische (von gewöhnlichen Nährstoffen unabhängige) Tätigkeit der Wurzeln hinweist, die auch in anderen Versuchen hervortritt (Dostál 1922, Went 1936). Allerdings weichen verschiedene dornbildende Pflanzenarten in ihrer Reaktion auf die Wurzelförderung voneinander ab. Mit dem durch starkes Zurückschneiden von *Berberis* zugunsten des Wurzelsystems verschobenen Gleichgewicht der Hauptorgane hängt die von Tischler (1902) beobachtete Bildung von gestielten Primärblättern während der ganzen Vegetationsperiode zusammen, wogegen die bloß ins Dunkle oder in den Schatten gestellten Pflanzen bald zur Dornenbildung übergingen. Die *Robinia* reagiert aber auf die Sproß- oder Winterknospenreduktion mit erhöhter Dornbildung. Hierzu im Gegensatz vermindert sich die Dornbildung durch Hemmungen im Sproßsystem infolge von Wurzelverstümmelung, trockenem Boden, Zusatz von stärkeren Salzlösungen oder zufolge höherer Bodenazidität, während feuchte Luft, abgeschwächtes Licht und niedrige Temperatur auf andere Weise die Wurzeltätigkeit herabsetzt und so zur verminderten Dornbildung führt.

Zum Schluß sei noch etwas über die Formbildung der Dornen gesagt. Mit Ausnahme der außergewöhnlichen Gestaltplastizität der

Dornen an den nach starkem Zurückschneiden rasch austreibenden Jahrestrieben ist die Dornenform bei *Robinia* recht gleichartig. Nach Delbrouck (1875) entwickeln sich die *Robinia*-Dornen aus zwei seitlichen Spitzen eines am Vegetationspunkt gebildeten Höckers, dessen mittlere Spitze zum Hauptblatt wird, und eilen wie alle Stipulae in der Entwicklung dem Hauptblatte weit voraus. Die in vorliegender Arbeit beschriebenen Versuche betreffen in der Entwicklung bereits vorgeschrittene Dornanlagen, an denen sich das Streckungswachstum schon basalwärts verschoben hatte. Entfernte man die Spitze und gab man auf die Schnittfläche β -Indolylessigsäurepaste, so wurde hierdurch das Streckungswachstum mehr als an den mit Wasserpaste bestrichenen dekapitierten Dornen gefördert. Das führt zur Annahme, daß auch normal von der Spitze des Dorns der Wuchsstoff zu seiner Basis geleitet wird und deren Streckung bedingt. Es hängt allerdings von dem Entwicklungsstadium des Dorns ab, ob er nach der Dekapitation noch weiterwächst. Eine fast normale Entwicklung frühzeitig dekapitierter Dornen hängt wahrscheinlich mit der Regeneration einer physiologischen Spitze unter der Schnittfläche zusammen. Die Sekretion des Auxins aus dem Dorn in Agar wurde bisher nicht untersucht, aber nach Thimann und Skoog (1934) geht von den Nebenblättern von *Vicia Faba* kein Wuchsstoff aus. Es könnte sich hier aber um den „Precursor“ handeln, der in den heranwachsenden Dorn apikalwärts eintritt und von dort als Auxin wirkt, wie von Pohl (1936) und Skoog (1937) für die *Avena*-Koleoptile angenommen wird. Isolierte Dornen gehen im feuchten Sande ohne sichtbare Veränderungen zugrunde. Demnach konnten Versuche nur an Dornen vorgenommen werden, die an der Pflanze belassen wurden. In Übereinstimmung mit den Versuchen von Skoog (1937) über *Avena*-Koleoptilen und von Le Fanu (1936) über Epikotylabschnitte von *Pisum* wirkt die β -Indolylessigsäure von oben fördernd, von unten hemmend auf die Dornentwicklung von *Robinia* ein. Diesen überraschenden Analogien mit den beststudierten Wuchsstoffobjekten werden die weiter fortgesetzten Untersuchungen gewidmet. Starke, unphysiologische Wuchsstoffdosen, ob sie direkt oder durch andere Organe auf die Dornen wirken, haben ein hyponastisches Wachstum der Dornen zur Folge. Die Verkrümmung der Spitze nach oben wird durch die nachfolgende Gewebedifferenzierung fixiert und kann daher nicht in die weiteren Phasen der Blattbewegungen übergehen, welche von Laibach und Fischnich (1935) als Reaktion auf den Wuchsstoff entdeckt wurden.

V. Zusammenfassung.

1. Im Bereich des austreibenden Jahrestriebes hängt die Dornbildung von der Entwicklung der übrigen Blatteile und der Achse des Jahrestriebes korrelativ ab. Außerhalb des Jahrestriebes kommt vor allem die hemmende Wirkung anderer sich entwickelnder Sproßteile zur Geltung, so daß schließlich die Dornbildung auch verhindert werden kann.

2. Demgegenüber wird die Dornbildung durch jede Änderung des korrelativen Gleichgewichtes zwischen dem Sproß- und Wurzelsystem zugunsten der stärkeren Entwicklung oder Tätigkeit der Wurzel gefördert, gleichgültig ob die Änderung auf operativem Wege oder durch bestimmte Außenbedingungen eingeleitet wird.

3. β -Indolyllessigsäure begünstigt die Streckung der dekapierten Dornen, wenn sie von oben einwirkt; von unten aber, auf andere benachbarte Teile aufgetragen, hemmt sie die Dornentwicklung. In beiden Fällen ruft sie eine hyponastische Krümmung der Dornen hervor.

Literaturverzeichnis.

- Delbrouck, C., Die Pflanzenstacheln. Bonn 1875, 77. — Dostál, R., Studie über die laterale Anisophyllie bei *Scrophularia nodosa*. Publ. Ec. Vét. Brno **1**, 204 (1922). — Le Fanu, B., Auxin and correlative inhibition. New Phyt. **35**, 205 (1936). — Goebel, K., Organographie der Pflanzen. I. Jena 1928, 523. — Knodel, H., Läßt sich die Klebssche Ansicht über die Abhängigkeit der Blütenbildung von der chemischen Zusammensetzung der Pflanze aufrecht erhalten? Zschr. f. Bot. **29**, 449 (1936). — Laibach, F., Versuche mit Wuchsstoffpaste. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **51**, 386 (1933). — Laibach, F. und Fischnich, O., Über Blattbewegungen unter dem Einfluß von künstlich zugeführtem Wuchsstoff. Biol. Zbl. **56**, 62 (1936). — Lothelier, A., Recherches sur les plantes à piquants. Rev. gén. de Bot. **5**, 480 (1893). — Meehan, Th., Variations in the stipular spines of *Robinia Pseudo-Acacia*. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia **29**, 400 (1875). — Mogk, W., Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen. Roux' Arch. f. Entw. mech. d. Organism. **38**, 584 (1914). — Molliard, M., Influence de la concentration sucrée sur le développement des piquants chez *Ulex europaeus*. Compt. r. Acad. Sc. Paris **142**, Nov. (1907). — Münch, E., Ergänzende Versuche über Stoffbewegungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **50**, 407 (1932). — Penzig, O., Pflanzen-Teratologie II, Berlin 1921, 259. — Pohl, R., Die Abhängigkeit des Wachstums der *Avena*-Koleoptile und ihrer sogenannten Wuchsstoffproduktion vom Auxingehalt des Endosperms. Planta **25**, 720 (1936). — Ders., Das zonale Wach-

tum der *Avena*-Koleoptile unter dem Einfluß von künstlich zugeführtem Wuchsstoff. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **55**, 342 (1937). — Reitsma, J. F., Correlative Variabilität bij Plante. Diss. Amsterdam 1907. — Skoog, F., A deseeded *Avena* test method for small amounts of auxin and auxin precursors. Journ. Gen. Physiol. **20**, 311 (1937). — Snow, R., On the nature of correlative inhibition. New Phyt. **36**, 283 (1937). — Söding, H., Über die Bedingungen für die Entstehung der Sonnenblätter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **52**, 110 (1935). — Thimann, K. V. a. Skoog, F., On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. Proc. Roy. Soc. London B **114**, 317 (1934). — Tischler, G., Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Leipzig 1902. — Vischer, W., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora N. F. **8**, 22 (1915). — Went, F. W., Allgemeine Betrachtungen über das Auxinproblem. Biol. Zbl. **56**, 449 (1936). — Zeidler, J., Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von *Ulex europaeus* L. Flora N. F. **2**, 87 (1911).

Nekrose in Sulfoharnstoff.

Von **Karl Höfler**.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien.)

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die Protoplasten der Stengelhautzellen von *Gentiana Sturmi*ana Kern. oder *Gentiana germanica* Willd., die für Harnstofflösung rapid durchlässig sind, sind gleichwohl gegen den Harnstoff in hohem Grad resistent. Sie können in der anfangs hypertonen Lösung von 1 mol oder 1,2 mol nach dem Plasmolyserückgang tagelang und, in Wasser zurückgebracht, wochenlang am Leben bleiben. Das habe ich bei meiner langjährigen Beschäftigung mit dem Objekt (Höfler u. Stiegler, 1921, 1930, S. 476; Höfler, 1934, 1936) oftmals festgestellt.

Bringt man die gleichen Zellen in eine hypertone Lösung von Sulfoharnstoff (1,0—1,5 mol), so spielt sich der Plasmolysevorgang in sehr eigenartiger Weise ab. Im häufigeren Falle tritt zuerst rasch eine ziemlich normale Plasmolyse ein und die Protoplasten runden sich an solchem Material, das auch bei Verwendung anderer Plasmolytika konvexe Menisken gibt, alsbald halbkugelig ab. Schon nach 1½ oder 2 Minuten dehnen sich die Protoplasten sichtlich wieder aus, doch nicht unter Beibehaltung ihres normalen Aussehens wie im Harnstoff; es bilden sich vielmehr beiderseits vom roten Zellsaftraum deutlich farblose Kappen aus. Das Bild sieht äußerlich der bekannten Kappenplasmolyse in Alkalisalzlösungen täuschend ähnlich. Beobachtet man solche Zellen nun weiter, so sieht man oft, daß die Außenkonturen der Protoplasten sich rasch verschieben, wodurch die Kappen an Breite zunehmen, während gleichzeitig die ebenfalls halbkugeligen Tonoplastenkonturen am Platze bleiben oder sich nur ganz langsam bewegen. Das Plasma in den Kappen quillt mächtig auf, während die Vakuole sich nicht oder kaum vergrößert. Es gelingt in günstigen Fällen leicht, den ganzen Hergang auch plasmometrisch zu verfolgen (vgl. Versuch 5, S. 137). Die Kappenräume nehmen an Volumen rasch zu und sehr oft vergrößern sie sich so stark, daß sie nach wenigen Minuten wieder den ganzen Zellraum ausfüllen. Die roten Vakuolen liegen dann scharf

konturiert in der Zelle, ähnlich wie bei der „Tonoplastenplasmolyse“ (Strugger).

Wir sehen also beim Eintritt des Sulfoharnstoffs ähnliche Verhältnisse verwirklicht wie beim Eintritt der Alkalisalze in die Zelle:



Fig. 1. Kappenplasmolyse nach 2 Min. in 1,2 mol Sulfoharnstoff. Plasmolysegrad: $\frac{9 - (12\frac{1}{2}/_a - 54) - 56}{60}$, Stengelhautzelle von *Gentiana Sturmiiana*.

Die Außenhautschicht wird offenbar vom Sulfoharnstoff viel leichter passiert als der Tonoplast. Mit anderen Worten, die Intrabilität der Stengelepidermiszellen von *Gentiana* ist auch für den Sulfoharnstoff viel größer als die Permeabilität — nur daß sich der ganze Prozeß der Protoplastenrückdehnung und Plasmaaufquellung hier unter den

Augen des Beobachters in einigen Minuten abspielt, während das Zustandekommen der Kappen in K'-Salzlösungen bei *Allium* (Höfler, 1928, 1934),

und übrigens auch bei unseren *Gentiana*-Zellen, meist mehrere Stunden in Anspruch nimmt.

Von besonderem Interesse sind nun die weiteren Veränderungen in der hypertotonischen Sulfoharnstofflösung, die alsbald zur Nekrose der Zellen führen. Oft läßt sich, wie erwähnt, beobachten, daß während der raschen Rückdehnung der Außenkonturen die scharf gezeichneten Tonoplastenwandungen sich ebenfalls rückdehnen, wenn auch nur ganz langsam. Allein nach kurzer Zeit sieht man die Tonoplasten platzen. Mit einem Ruck ergießt sich dann der rote Zellsaftfarbstoff aus der Vakuole in den ganzen Protoplasten und breitet sich im gequollenen Plasmaraum bis an die Außenhaut-

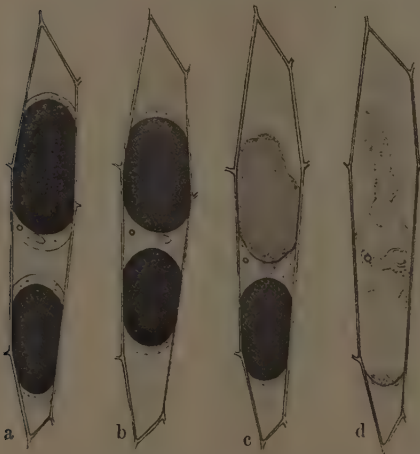


Fig. 2. a Kappenplasmolyse in Sulfoharnstoff, 2 Min. nach dem Eintragen ins Plasmolytikum. b nach 3 Min. 15 Sek. sind die aufquellenden Kappen der Teilprotoplasten zusammengefloßen; c, d nach 3 Min. 20 Sek. ist der obere, nach 3 Min. 56 Sek. ist auch der untere Tonoplast geplatzt.

schicht aus. Gewöhnlich platzt nachher auch diese, seltener hält sie einige Zeit stand, so daß nun wieder als Nekroseform ein gleichmäßig rotgefärbter Protoplast resultiert, der dem normalen, lebenden, rot-

gefärbten äußerlich nicht unähnlich sieht. Man kann dieses prächtige Schauspiel des Platzens der Tonoplasten innerhalb der plasmolysierten Zellkörper an geeignetem Material fast in jedem Versuch mit Sicherheit beobachten.

Was die Ursache dieses Platzens betrifft, so läßt sich annehmen, daß die Tonoplasten während der, bzw. durch die Einwirkung des Sulfoharnstoffs eine Verfestigung erfahren, die es ihnen bald unmöglich macht, sich dem von innen her auf ihnen lastenden Druck entsprechend auszudehnen. Es permeiert in diesem Fall wohl eine größere Menge Sulfoharnstoff bis in die Vakuole, als aus der Rückdehnung der Tonoplasten plasmometrisch errechnet würde, weil die letzteren eben nicht mehr plastisch genug sind, der osmotischen Gleichgewichtsforderung durch entsprechende Volumdehnung zu folgen. Die Tonoplasten werden also durch den Druck von innen mechanisch zersprengt. Für eine weitgehende Verfestigung und Erstarrung der Vakuolenwandungen im Sulfoharnstoff spricht auch die folgende Beobachtung: Man sieht oft, daß der Tonoplast in langgestreckten Zellen auf einer Seite platzt, während der andere Meniskus noch eine Zeit lang seine halbkugelige Form erhält, selbst wenn der Farbstoff schon nach der anderen Seite hin abdiffundiert. Die Erstarrung des Tonoplasten wird hier direkt sichtbar.

Aus der Annahme, daß in solchen Fällen die Verfestigung des Tonoplasten und die darauf beruhende Unfähigkeit zur osmotischen Rückdehnung während der Permeation die unmittelbare Ursache des Platzens und des Zelltodes ist, wird auch das Verhalten verständlich, das in manchen Versuchen auffällig hervortritt. Die Außenkonturen der Kappen haben bei der Rückdehnung schon wieder die Zellquerwand erreicht. Ist nun die Plasmolyse zurückgegangen und der ganze Zellraum wieder ausgefüllt, so sind die Tonoplasten viel beständiger und erhalten sich wesentlich länger als in Zellen, wo das Platzen noch während der Deplasmolyse erfolgt. Beobachtet man vergleichend verschiedene Zellen im selben Präparat, so wird die ungleiche „Lebensdauer“ der Tonoplasten in den bereits deplasmolysierten und den noch plasmolysierten Zellen augenfällig. Wir denken uns, daß die Vakuolen durch das den Zellwänden wieder angepreßte, aufgequollene Cytoplasma in ihrer Lage gehalten und dadurch befähigt werden, dem Druck von innen besser standzuhalten. —

An *Gentiana*-Materialien, die für Harnstofflösung rapid durchlässig sind, erhält man, zumal an gewässerten Stengelfächenschnitten, im Sulfoharnstoff oft überhaupt nur typische „Vakuolenplasmolyse“ (Fitting.

1919), bzw. „Tonoplastenplasmolyse“ (Strugger, 1932; Höfler, 1934a). In allen Zellen liegen halbkugelig begrenzt die roten Vakuolen, die bei schwächerer Vergrößerung das Bild einer echten Plasmolyse vortäuschen. Es ist aber der ganze Raum zwischen ihnen und der Zellwand nicht von der Lösung, sondern von gequollenem Plasma samt Zellkern und Plastiden erfüllt. Vgl. Versuch 6, 7 und 3. Auch solche Zellen werden in Sulfoharnstoff unbedingt getötet, aber sie persistieren bedeutend längere Zeit als die kappenplasmolysierten Zellen. Von Interesse ist es, auch plasmometrisch den Ablauf solcher Vakuolenplasmolysen zu verfolgen. Man sieht, daß der Tonoplast zunächst eine gewisse Größe erlangt; nachher verkleinert er sich ganz langsam, zu einer Zeit, wo osmotisches Gleichgewicht schon längst erreicht sein muß. Diese Verkleinerung beruht offenbar nicht auf osmotischem Wasserentzug seitens der Außenlösung, sondern sie wird durch die allmählich zunehmende Aufquellung des Cytoplasmas bewirkt, durch welche dem Zellsaftraum Wasser entzogen wird. Das Plasma ist also in diesem Stadium der nekrotischen Veränderung noch aktiv aufquellfähig. Später erfolgt eine Umkehr in der Volumkurve des Tonoplasten, von einem gewissen Zeitpunkt an dehnt sich dieser wieder aus, offenbar dann, wenn das Plasma absterbend seinen „Quellungsdruck“ einbüßt — oder wenn (wie in Versuch 3) in Zellen mit zwei Tonoplasten der eine früher abstirbt, wodurch wieder der osmotischen Volumvergrößerung der anderen Vakuole freie Bahn gegeben wird. Die Analogie mit den bekannten Vorgängen der Spontankontraktion der Vakuolen (Küster, 1926, 1928; Weber, 1930f.; Henner, 1934; Strugger, 1935; Hartmair, 1937) sowie mit der Plasmaaufquellung beim Aggregationsvorgang in den Tentakelzellen von *Drosera* (Åkerman, 1917) liegt auf der Hand; nur daß es sich bei der Quellung von *Drosera* um eine rein reversible und innerhalb des normal-physiologischen Zellgeschehens gelegene Plasma-veränderung, bei *Gentiana* aber um vorübergehende Quellungskräfte nekrotisch alterierten Cytoplasmas handelt. — Der Tonoplast „überlebt“ in solchen Fällen das Cytoplasma, die primäre Ursache des Protoplastentodes ist also hier die Wirkung des Sulfoharnstoffs auf das Plasma selbst.

Die Quellung des Cytoplasmas im Sulfoharnstoff wird von einer mächtigen und rasch erfolgenden Volumvergrößerung und Aufquellung des Zellkerns begleitet. Diese läßt sich besonders in solchen Zellen beobachten und verfolgen, wo nach der Kappenbildung die Plasmolyse „zurückgegangen und damit der erwähnte mechanisch stabilere Zustand des Protoplasten erreicht oder wo vom Beginn an nur Tonoplasten-

kontraktion eingetreten ist. Im Versuch 7, auf den sich Fig. 3 bezieht, wurde ein angeschwollener und nach vorübergehender Trübung schließlich fast hyaliner Zellkern von $24\ \mu$ Durchmesser durch 40 Minuten beobachtet. Die kolloidale Veränderung der einzelnen Kernphasen, von Karyotin und Karyolympe (vgl. Strugger, 1932; Bancher, 1938) bleibt zu untersuchen.

Ich lasse nun eine Auswahl meiner Original-Versuchsprotokolle folgen, die das Gesagte belegen und die Verhältnisse quantitativ näher beleuchten sollen.

Die Versuche fanden in der Ramsau bei Schladming (Steiermark) statt. Frische Freilandpflanzen. Die Daten während der mikroskopischen Beobachtung diktiert.

Gentiana Sturmiana, *Stengelepidermis*.

Versuch 1 [XLVII, 59], 1,5 mol Sulfoharnstoff, 11. IX. 1933.

Schnitt vor dem Versuch 140 Min. in bidest. H_2O gewässert, entlüftet, um 17^h01' in die Lösung, zuerst im Fläschchen $1\frac{1}{2}$ Min. mit der Pinzette kreisend umherbewegt, dann unter Deckglas, $T = 16\frac{3}{4}^{\circ}C$ (Zeiten im folgenden vom Moment des Eintragens in die Lösung gerechnet):

Nach $2\frac{1}{2}$ Min.: sehr stark und meist konvex plasmolysiert.

„ 3': bei starker Vergrößerung sieht man große verquollene Plasmakappen; die Messung ergibt für eine Zelle

„ 3' 10 Sek.: $\frac{12-(8-20)-(22,5-48)-49}{0-49}$;

hier steht im Nenner die Länge der Zelle, im Zähler die Länge des Protoplasten in Mikrometerteilstrichen ($1' = 3,8\ \mu$), die Maße der zwei roten Tonoplasten sind im Zähler eingeklammert.

„ 3'20–25'': die beiden Tonoplaste platzen innerhalb des Protoplasten.

„ 3'30–40'': jetzt platzen ringsum die meisten Tonoplasten, die Protoplasten färben sich für kurze Zeit rot.

„ 4'02'': nur mehr vereinzelte rote Tonoplasten erhalten; eine solche Zelle bei starker Vergrößerung eingestellt; in dieser um

„ 4'17'': Moment der äußeren Deplasmolyse.

„ 4'21'': jetzt platzt der Tonoplast.

„ 8': alle Epidermiszellen tot, verbleichend, die subepidermalen Parenchymzellen noch größtenteils plasmolysiert und lebend; „erstaunlich ist hier die Gleichmäßigkeit im zeitlichen Ablauf der Reaktion in allen Zellen“.

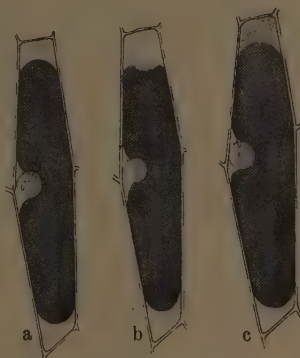


Fig. 3. Erklärung im Text. (Versuch 7.)

Versuch 2 [XLVII, 60], 1,5 mol, 11. IX. 1933.

Wie oben, Schnitt aber einschichtig; um 17^h21' in die Lösung, nach 1'40'' unter Deckglas. T = 16³/₄° C.

Nach 2 Min.: bei starker Vergrößerung vielfach bloß Tonoplastenplasmolyse; nur vereinzelte Zellen haben überhaupt noch äußere Plasmolyse; alle Tonoplasten „leben“.

„ 2'50'': viele Tonoplasten platzen; manchmal platzt nur ein Meniskus und läßt den roten Farbstoff abdiffundieren, der andere Meniskus hält noch; das „scheint auf weitgehende Erstarrung des Tonoplasten hinzuweisen“.

Ablauf rascher als in Versuch 1, da Schnitt nur eine Zellschicht dick.

Versuch 3 [XLVII, 61], 1,5 mol, 11. IX. 1933.

Wie oben, Schnitt dicker, um 17^h29' eingetragen.

Nach 2 Min.: überall bloß Tonoplastenplasmolyse, Zellkerne stark aufgequollen.

„ 3 „ : alle Tonoplasten rot, unverändert; eine gut geformte Zelle zur Messung gewählt.

„ 3'31—48'': $\frac{0-(6-29,8)-(36,5-54)-54}{0-54}$; Zellbreite b = 6.

„ 4'40—48'': 0—(7—29,4)—(37—53,5)—54 die Tonoplasten werden kleiner!

„ 5'10'': ringsum platzen schon viele Tonoplasten.

„ 5'50'': der zweite Tonoplast in der beobachteten Zelle platzt, jetzt hört der mechanische Widerstand auf.

„ 6'30'': der erste Tonoplast dehnt sich langsam (osmotisch) aus! Seine Länge beträgt

„ 5'56'': (7,6—29,2)

„ 7'15'': (7,2—29,2)

„ 7'23'': (7—29,3)

„ 7'28'': (7—30)

„ 7'38'': (7,5—30,6)

„ 7'58'': der Tonoplast platzt.

„ 11': in einem großen Teil des Schnittes sind noch die meisten Tonoplasten erhalten.

Nach 8¹/₂ Min. sind die subepidermalen Parenchymzellen ausnahmslos stark plasmolysiert, schön konvex gerundet und intakt; sie zeigen keine eigentliche Kappenplasmolyse, die Vakuolenkonturen sind im Inneren des Protoplasten z. T. eben sichtbar. Plasmolysegrad nach 9 Min. z. B. (6—34):38, b=9, also G=0,66.

Versuch 4 [XLVII, 90], 1,0 mol, 15. IX. 1933.

Schnitt 4 Stunden gewässert, entlüftet, um 16^h17' in die Lösung.

Nach 3'45'': überall schönste Kappenplasmolyse.

„ 6': ebenso, Grad der äußeren Plasmolyse und relative Größe der roten Vakuolen in allen Zellen (im äußeren und inneren Schnittteil) gleichmäßig; — weiter beobachtet.

- Nach 8': die Kappen rücken vorwärts, die Tonoplasten vergrößern sich nicht.
 „ 13': Deplasmolyse oder Grenzplasmolyse, die Tonoplasten noch stark kontrahiert.
 „ 16': Tonoplasten noch ebenso, nicht wie in den früheren Versuchen geplatzt, Plasma im „Vorraum“ scheint wohl koaguliert.

Die Tonoplasten erhalten sich hier länger; da der Raum zwischen ihnen und der Zellwand zuletzt nicht mehr von lebendem, quellfähigem Plasma erfüllt ist und sie Platz hätten, sich auszudehnen, beweist der Versuch, daß die Durchlässigkeit der (durch den Sulfoharnstoff veränderten) Vakuolenwände, verglichen mit dem Plasmalemma, sehr gering ist.

Versuch 5 [L, 164], 1,2 mol, 19. IX. 1934.

Schnitt 2 Stunden gewässert, nicht entlüftet, um 11^h43½' in die Lösung.

- Nach 1½ Min.: alles plasmolysiert.
 „ 2'15'': in allen Zellen Plasmolyse und schöne Kappen.
 „ 2'30'': die Plasmakappen dehnen sich rasch aus; eine Zelle wird zur plasmometrischen Messung gewählt und weiterhin dauernd beobachtet:

$$\frac{0,8 - (2 - 37) - 39}{0 - 44}$$
; Zellbreite $b = 6$.
 „ 2'50'': 0,2—(2—37)—39,5.
 „ 3'30'': der Protoplast legt sich links an die Zellquerwand, Meniskus schon stumpf.

$$0 - (2 - 36,9) - 39,9$$
.
 „ 3'50'': 0—(2,5—37,3)—41, links nur mehr schwache Grenzplasmolysen, das aufquellende Plasma schiebt den Tonoplasten vor sich her!
 „ 4'10'': 0—(2,9—37,7)—?, links depl.
 „ 4'30'': 0—(2,9—37,7)—42,3, der Tonoplast hat sich noch gar nicht vergrößert!
 „ 4'50'': 0—(3—38)—42,9.
 „ 5'10'': 0—(3—38,3)—43,2, jetzt wird der Tonoplast etwas größer.
 „ 5'30'': 0—(3—38,8)—43,3 (?).
 „ 6': 0—(2,5—39)—43,8, Tonoplast dehnt sich deutlich aus.
 „ 6'20'': 0—(2,1—39,2)—44, rechter Meniskus berührt die Querwand.
 „ 6'40'': 0—(2—39,4)—44, rechts Grenzplasmolyse.
 „ 7': 0—(1,8—40,1)—44, schwächste Grenzplasmolyse.
 „ 7'40'': 0—(1,5—40,2)—44, rechts depl.
 „ 8': in der Nachbarzelle platzt der Tonoplast am linken Meniskus und ergießt nach links roten Saft, während der rechte Meniskus noch erhalten ist.
 „ 8'40'': 0—(1,7—39,3)—44, in der Nachbarzelle der rechte Meniskus noch vorhanden.
 „ 9'15'': in der gemessenen Zelle wird der rechte Vakuolenmeniskus unscharf.
 „ 9'40'': der rechte Meniskus wird flach, ist aber noch sichtbar, noch kein Farbaustritt in den rechten Plasmaraum, dabei verkleinert sich die Vakuole schon deutlich.
 „ 10'20'': 0—(2,7—38,5)—44, bei 38,5 flache, zarte Kontur.

- Nach 11': Plasmaanteil längst koaguliert, der Zellsaft verblaßt deutlich.
 „ 11'30'': Zelltod, der Tonoplast stirbt ab ohne Explosion, ringsum im Präparat noch manche gute Vakuolenplasmolysen, Mehrzahl der Zellen aber tot, dort ganzer Zellraum noch dunkler oder lichter rot.

Der Versuch zeigt besonders schön, wie der Tonoplast bis 5 Min. nach Versuchsbeginn vom aufquellenden Plasma, das links der Zellwand anliegt, verschoben wird; nachher, wenn das Plasma abstirbt und seinen „Quellungsdruck“ verliert, kehrt der Tonoplast ein Stückchen nach links zurück. Man beachte die hier vollständig festgehaltene Volumkurve des Tonoplasten. Beim Absterben „platzt“ der Tonoplast hier nicht, sondern er verliert allmählich seine pralle Spannung und verkleinert sich im Laufe der letzten 3 Min. (unter Exosmose von Zellsaftstoffen), wobei die Konturen unscharf und verschwommen werden — im Gegensatz zu den S. 133 erwähnten „verfestigten“ Tonoplasten.

Versuch 6 [L, 165], 1,2 mol, 19. IX. 1934.

Schnitt derselben Pflanze, 2¼ Stunden gewässert, nicht entlüftet, um 11^h58½' in die Lösung eingebracht, schon 11^h59' unter Deckglas.

- Nach 1 Min.: Kontraktion erst im Beginn, eine Zelle zur Beobachtung gewählt (Eintritt verlangsamt, da Lösungszutritt zu früh gehemmt).
 „ 1'15'': der Zellkern quillt auf!
 „ 1'30'': in einer Nachbarzelle (Zelle 2) der Kern in mehrere Stücke zerfallen.
 „ 2'20'': jetzt erst tritt Vakuolenverkleinerung ein, Kernstücke in Zelle 2 noch erhalten.
 „ 3'10'': in Zelle 1 Kern sichtlich getrübt, eiförmig, er liegt in einer kreisrunden, tiefen Bucht des Tonoplasten am Seitenrand der Zelle.
 „ 3'40'': Tonoplast (4,2—52), Zelle 1 0—55,5, es ist zu keiner äußeren Plasmolyse gekommen.
 „ 4'12'': jetzt verflacht sich die Kernbucht, der Kern koaguliert, er verliert seinen „Formwiderstand“.
 Der ganze Eintritt der Vakuolenplasmolyse wird beobachtet, die Vakuolenwandung hat sich vom Beginn der Kontraktion an konvex gerundet.
 „ 5': Kern gänzlich unsichtbar geworden, die Vakuole hat sich da, wo der Kern lag, der Seitenwand angelegt. Der Tonoplast war beim kleinsten Volum (5,8—52,5), dehnt sich schon wieder aus.
 „ 6'10'': $\frac{(5-53)}{0-55,5} : b = 6-7$.
 „ 7'10'': (5—53), Tonoplast unverändert.
 „ 8'18'': Tonoplast verliert links seine pralle Spannung, Zellsaft beginnt gleichzeitig ein wenig auszubleichen.

- Nach 9'40'': (6,5—52,2), linke Tonoplastenkontur ganz flach.
 „ 11'15'': Tonoplastenkontur eingedellt.
 Der Tonoplast verkleinert sich weiter und bleicht aus
 „ 18'30'': die beobachtete Zelle fast völlig entfärbt, der tote Tonoplast konkav,
 aber noch wahrnehmbar.
 „ 19': ringsum im Präparat noch viele unverfärbte, konvexe kontrahierte
 Vakuolen.

Versuch 7 [LV, 59], 1,2 mol, 1. X. 1937.

Schnitt 72 Min. gewässert, um 14^h47' in die Lösung. T = 15° C. — Vgl.
 Fig. 3 a—d (S. 135).

- Nach 1/2 Min.: es tritt nur Vakuolenkontraktion ein, die aufquellenden, getrübbten
 Kerne schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar. Beobachtet.
 „ 4': Kerne wunderschön gequollen; ein gemessener hyalin, 21 μ im Durch-
 messer. — Eine Zelle zur Beobachtung gewählt.
 „ 5': $\frac{(1,6-45)}{0-50}$, Tonoplastenplasmolyse.
 „ 8': ca. $\frac{(2-44)}{0-50}$, Kern 22,8 μ breit, Brownsche Bew. im Kern. —
 Fig. 3 a von H. Schindler gezeichnet.
 „ 13': $\frac{(3-44)}{0-50}$, Vakuolenkontur jetzt halbkugelig, Kern zart, 22,8 μ breit.
 „ 14': überall ringsum ähnliche Tonoplasten-Plasmolysen.
 „ 17': (3—43,8), der Tonoplast ist noch etwas kleiner geworden!
 „ 18': alle Tonoplasten ringsum noch erhalten.
 „ 19 1/2': (3—44).
 „ 20': jetzt einige Zellen im Präparat rosa ausbleichend, mit unregelmäßigen
 oder konkaven Tonoplastenkonturen.
 „ 23': (3—44), die beobachtete Zelle unverändert. Kern völlig hyalin,
 noch 22,8 μ breit mit einem großen und mehreren kleinen stark
 lichtbrechenden Körnchen.
 „ 27': (2,9—44), — in etlichen anderen Zellen Tonoplastenmenisken ver-
 schwunden.
 „ 30': (2,7—44), also Tonoplast etwas rückgedehnt, Kern noch unverändert!
 „ 32': (1,9—44), jetzt rechter Meniskus verflacht. Fig. 3 b!
 „ 34': (0,9—45), rechter Meniskus wieder flach konvex, der Plasmaraum
 rechts aber leicht rosa getrübt. Kern erhalten. Fig. 3 c!
 „ 39': (0,5—46,3).
 „ 39 1/2': Meniskus rechts platzt! Plasmaraum rechts färbt sich rosa; linke
 Tonoplastenkontur eben noch sichtbar, erscheint faltig, der Quer-
 wand angepaßt; rechte Tonoplastenkontur als gerade Linie bei 46,5
 sichtbar, ohne jede pralle Spannung.
 „ 43': ähnlich.
 „ 79': ganzer Schnitt entfärbt, zahlreiche grünliche Kugeln in den Zell-
 leichen sichtbar.

Versuch 8 [LV, 61], 1,5 mol, 1. X. 1937.

Schnitt derselben Pflanze, 198 Min. gewässert, 16^h53' in die Lösung.

- Nach 2 Min.: großenteils Kappenplasmolyse, die Kappen dehnen sich rapid aus.
 „ 2 $\frac{1}{2}$ —3': sie erreichen die Zellquerwände.
 „ 2 $\frac{3}{4}$ ': mehrere Tonoplasten platzen.
 „ 3': andere Zellen zeigen noch Kappenplasmolyse.
 „ 3 $\frac{1}{2}$ ': ein beobachteter Tonoplast platzt, ergießt den Farbstoff nach links, der Tonoplast samt Plasmakappe zieht sich zurück, wird kleiner.
 „ 18': in einem Teil des Schnittes Tonoplastenplasmolyse noch erhalten, diese viel ausdauernder als die Kappenplasmolyse.



Fig. 4. Erklärung im Text. (Versuch 9.) Fig. 5. Erklärung im Text. (Versuch 10.)

Versuch 9 [LV, 62], 1,5 mol, 1. X. 1937.

Schnitt von anderer Pflanze, die vor dem Versuch angewelkt war, 83 Min. gewässert, 16^h53 in die Lösung. — Vgl. Fig. 4.

- Nach 3 $\frac{1}{2}$ Min.: Kappenplasmolysen vorhanden, vielfach Plasmaanteil rosa, Verhalten der Zellen ungleichmäßig. Eine Zelle mit normaler Kappenplasmolyse gezeichnet (Fig. 4a).
 „ 8': die Kappe unten verfärbt sich rosa.
 „ 9': Tonoplastenwandung unten verschwunden, Außenkontur erhalten; Fig. 4b, vgl. S. 134.
 „ 11': Außenkontur $\frac{13,5-63}{0-70}$.
 „ 13': Fig. 4c, Färbung bläßt aus.

Versuch 10 [LV, 63], 1,5 mol, 1. X. 1937.

Schnitt derselben Pflanze, 106 Min. gewässert, 17^h16' 4 gleiche Schnitte, in die Lösung. — Vgl. Fig. 5.

- Nach 1 Min.: Ein Schnitt besehen, hat schon Plasmolyse, und zwar noch ziemlich normale, nur die zur Zellwand verlaufenden Plasmastränge sind schon aufgequollen.
- „ 1¹/₂': Kappenbildung beginnt deutlich.
Anderer Schnitt, der erst im Fläschchen geblieben war. Eine Zelle mit Doppelprotoplast gezeichnet.
$$\frac{5-(5,9-22,2)-23,1+25,5-(27-52,8)-57}{0-65}$$
- „ 6': Fig. 5a!
- „ 7¹/₂': Plasmakappe rechts färbt sich leicht rosa.
- „ 8': Fig. 5b!
- „ 12¹/₂': meist entfärbt, etliche Zellen haben scheinbar noch Kappenplasmolyse, es handelt sich aber um „überlebende“ Tonoplasten mit aufsitzenden Säumen aus geschädigtem (nicht gequollenem) Plasma.

Seit langem wird Sulfoharnstoff bei Permeabilitätsstudien als Diomotikum verwendet. Ernst Overton und nach ihm viele Forscher, in moderner Zeit vor allem Collander u. Bärlund (1933), Hofmeister (1935), Marklund (1936), Elo (1937) haben eine ziemlich normale Permeation dieses Stoffes bei verschiedenen Zellsorten beobachtet und messend verfolgt. Bei *Majanthemum* (1934b, S. 206) konnte ich zu leidlich zuverlässigen Permeationskonstanten für den Sulfoharnstoff gelangen und hatte nur den allmählichen Permeationsanstieg bei längerer Versuchsdauer und das gelegentliche Sichtbarwerden zarter Vakuolenkonturen hervorzuheben. Es ist desto auffälliger, daß bei den sonst durch so große Resistenz auch gegen Amide ausgezeichneten *Gentiana*-Stengelhautzellen der Sulfoharnstoff als rasch tötendes Plasmagift wirkt. Eine entsprechende Wirkung hat Hofmeister (1935, S. 37, 48) für *Taraxacum*- und *Ranunculus*-Zellen beschrieben, die ihn nötigte, sein Partialverfahren der Permeabilitätsbestimmung anzuwenden. Ähnlich Vorgänge sind mir aus orientierenden Beobachtungen für verschiedene Zellsorten, zumal für rot gefärbte Stengelzellen krautiger Pflanzen bekannt geworden: Es scheint, daß gerade solche Protoplasten rasch eine nekrotische Veränderung durch Sulfoharnstoff nach dem beschriebenen Schema erleiden, die durch hohe Amidpermeabilität, speziell durch rasche Harnstoffdurchlässigkeit ausgezeichnet sind, die somit dem „amidophilen Typus“ (Collander u. Bärlund, Marklund) angehören, und ganz besonders solche, die

dabei extrem stark harnstoffdurchlässig, also von der Warte der Lipoidfiltertheorie dem „amidophilen Porentyp“ (Höfler, 1937, S. 138) zuzuzählen sind. Doch bleibt die vergleichende Untersuchung zahlreicherer Zellsorten noch auszuführen.

Literaturverzeichnis.

- Åkerman, Å., Bot. Notiser, **175**, 145 (1917). — Bancher, E., *Biologia Generalis* **14**, (1938). — Collander, R. und Bärland, H., *Acta Bot. Fenn.* **11**, (1933). — Eichberger, R., *Protoplasma* **20**, 606 (1934). — Elo, J., *Acta Bot. Fenn.* **8**, No. 6 (1937). — Hartmair, V., *Protoplasma* **28**, 582 (1937). — Henner, J., *Protoplasma* **21**, 81 (1934). — Höfler, K., *Ber. d. D. Bot. Ges.* **46**, (73) (1928). — Ders., *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* **51** (Festschr. Küster), 70 (1934a). — Ders., *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl., 1. Abt.* **143**, 213 (1934b). — Ders., *Mikrochemie* (Festschr. Molisch) 224, (1936). — Ders., *Ber. D. Bot. Ges.* **55**, (133), (1937). — Ders. und Stiegler, A., *Ebenda* **39**, 157 (1921). — Dies., *Protoplasma* **9**, 469 (1930). — Hofmeister, L., *Bibliotheca Botanica*, Heft **113** (1935). — Küster, E., *Protoplasma* **1**, 73 (1926). — Ders., *Protoplasma-Monographien* **3**, (1929). — Overton, E., *Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich* **44**, 88 (1899). — Lepeschkin, W., *Protoplasma-Monographien* **12** (1937). — Strugger, S., *Planta* **8**, 717 (1930). — Ders., *Ber. d. D. Bot. Ges.* **50**, 24 (1932). — Ders., *Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie d. Pflanzen*. Berlin 1935. — Ders., *Protoplasma* **24**, 56 (1936). — Weber, F., *Protoplasma* **9**, 106 (1930).
-

Beiträge zur Kenntnis maßhafter Beziehungen im Wasserhaushalt der Pflanzen¹⁾.

I. Untersuchungen über die Grundlagen der Meßmethodik und einige Meßergebnisse.

Von **Walter Hertel**.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 23 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist die erste einer Reihe von Untersuchungen, die eine weitere Analyse im Wasserhaushalt der Pflanzen, vornehmlich im Transpirationswasserhaushalt der höheren Pflanzen, zum Ziele haben.

Diese Pflanzen werden dauernd von Wasser durchströmt. Die zur Wasserbewegung notwendige Energie liefert in der Hauptsache das Dampfdruckgefälle zwischen dem Boden und der die transpirierenden Organe umgebenden Luft, in das sich die Pflanzen einschalten (Nathanson 1910, Renner 1915, Gradmann 1928, Walter 1931). Dieses gilt selbstverständlich nur für den meist vorliegenden Fall, daß ein solches Dampfdruckgefälle der genannten Richtung vorhanden ist, demzufolge eine Wasserabgabe erfolgen muß (Transpiration). Die Pflanze läßt sich also in diesem Fall von Wasser durchströmen, indem sie sich Wasser entziehen läßt (Renner 1932). Aber schon allein die Tatsache, daß ein Dampfdruckgefälle in der genannten Richtung nicht immer verwirklicht ist (z. B.: Submerse, Pflanzen im dampfgesättigten Raum), weist darauf hin, daß der Pflanze auch noch andere Energiequellen für den Wassertransport zur Verfügung stehen müssen. In jedem Fall aber handelt es sich dabei um nichts anderes, als um einen Massen- und Energieaustausch. Daraus folgt aber, daß der physio-

1) Erschienen als Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Schiller-Universität Jena.

logische Prozeß der Wasserabgabe und der dazu erforderlichen Zuleitung des Wassers allein durch das physikalischen Gesetzen folgende Zusammenspiel physikalischer Kräfte bestimmt sein kann, deren Größe und Verhältnis zueinander in weitgehender Weise von der Struktur des betreffenden Organismus (Renner 1910) und gleichzeitig ablaufenden anderen physiologischen Vorgängen desselben abhängig sind. Daraus erhellt aber die der physiologischen Untersuchung gestellte Aufgabe: den Massen- und Energieaustausch messend zu verfolgen, zu erforschen, wie sich das zwischen Wurzelepidermis und dunstender Oberfläche bestehende Potential auf dem Weg des Wassers durch die Pflanze verteilt, welche Energieformen dabei auftreten, und schließlich, ob und in welchem Maß die Pflanze mit eigenen energetischen Prozessen an dem Vorgang „aktiv“ beteiligt ist, indem sie durch Lieferung eigener Energie die Wasserbewegung oder -ausscheidung fördert oder auch umgekehrt aus dem Wasserbewegungsprozeß Energie für andere Leistungen entnimmt.

Die in den letzten Jahrzehnten infolge intensiver Bearbeitung des Wasserhaushaltproblems der Pflanzen erzielten Ergebnisse ermöglichen und rechtfertigen eine solche Stellungnahme und Zielsetzung. Die durch die Arbeiten von Renner (1911, 1912, 1915 a—c, 1918, 1925 a, b), Bode (1923), Köckemann (1932), Rehm (1934) u. a. sichergestellte Kohäsionstheorie zeigt die Pflanze nicht nur in das hohe Dampfdruckpotential Boden-umgebende Luft eingeschaltet, sondern weist darüber hinaus nach, daß die an den transpirierenden Oberflächen angreifenden Kräfte sich infolge des Vorhandenseins kohärenter, gespannter Wasserfäden bis in die Wurzeln fortpflanzen können und daß das Wasser in den Gefäßen zum wenigsten zeitweise unter bedeutenden Zugspannungen steht. Diese Einsicht aber macht uns den Weg frei, den Massen- und Energieaustausch zwischen Wurzel und transpirierendem Organ, oder umfassender, zwischen der die Wurzel und der das transpirierende Organ umgebenden Atmosphäre quantitativ zu verfolgen, sofern nur geeignete Meßmethoden, deren Fehlerbereich wir von Fall zu Fall kennen müssen, zur Verfügung stehen.

Gerade über die Zuverlässigkeit dieser Methoden, die Voraussetzung jeder quantitativen Arbeit ist, besteht aber gar keine Einigkeit in der Literatur. Die Messung einer der wichtigsten Größen, der Saugkraft, ist immer noch viel umstritten (Ursprung und Mitarbeiter: seit 1916, Blum: 1921, 1926, 1933, Riede: 1921, Hayoz: 1923, Molz: 1926, Dixon: 1930, Gehler: 1930, Oppenheimer: 1930 a, b, 1932, 1933, 1936, Ernest: 1931, 1934, 1935, Pisek und Cartel-
lieri: 1932 a, b, 1934, Pringsheim: 1931 a und b, Arcichovskij:

1931, Walter: 1931b, Malin: 1931, Gamma: 1932, Renner: 1932, 1933, Huber: 1932, Regli: 1933, Grahle: 1933, Rehm: 1934, Buhmann: 1936, 1937, Chien-Ren Chu: 1936, Härtel: 1936). Die der quantitativen Analyse der Wasserhaushaltprobleme der Pflanzen zugewandten Arbeiten der letzten Jahre müssen sich denn auch immer eingangs mit der an den Saugkraftmeßmethoden, wie sie von Ursprung und dessen Schule ausgearbeitet und verbreitet wurden, geübten Kritik auseinandersetzen und die Anwendung dieser Methodik nach mehr oder weniger ausreichenden Vorversuchen rechtfertigen (Köckemann 1932). Leider fehlt bis heute eine experimentell gestützte Stellungnahme der Ursprung-Schule zur Sicherung der von ihr erarbeiteten Methodik gegenüber den immer wieder gegen diese erhobenen Einwänden.

Auch ich sah mich bald nach Beginn meiner Arbeit, die ursprünglich der Erforschung der Energie- und Widerstandsverteilung in bezug auf den Wassertransport in den Leitungsbahnen der Pflanzen dienen sollte, genötigt, die Zuverlässigkeit der angewandten „vereinfachten“ Ursprung-Meßmethode in Zweifel zu ziehen. Es erwuchs mir daraus die Aufgabe, vor jeder Weiterarbeit eine methodisch befriedigend gesicherte Grundlage zu suchen. Leider gelang es mir nicht, diese nach wenigen Vorversuchen zu finden, so daß ich meine Arbeit in Richtung des gesteckten Zieles nicht vorantreiben konnte. Im Gegenteil, schließlich mußte ich die umfangreichen, mit den üblichen Methoden unternommenen Untersuchungen vorläufig von der Veröffentlichung ausschließen. Dieses gebot das Ergebnis der sich im Laufe der Arbeit immer mehr in den Vordergrund drängenden Untersuchungen über Art und Sicherheit der Meßmethoden. Vornehmlich diese Untersuchungen sollen im folgenden dargestellt werden.

I. Abschnitt.

Einsatz und Fragestellung der Untersuchung.

1. Widerstandsmessungen an abgeschnittenen Syringasprossen.

Die Arbeiten von Köhnlein (1930) und Köckemann (1932), wie auch neuerlich die von Brewig (1936a und b), haben gezeigt, daß die bei der Leitung des Wassers durch die Pflanze auftretenden Widerstände, die nach Huber (1923) und Köckemann (1932) als **Saugspannung** definiert sind, keine konstanten Größen sind, sondern **Saugleistung**

sich mit der jeweiligen Änderung des übrigen physiologischen Zustandes

ändern. Da Befunde dieser Art von den Anhängern einer Wasserbewegungstheorie intermediärer Triebkräfte als für ihre Anschauung sprechend leicht in Anspruch genommen werden können, schien mir die Frage nach der Ursache solcher Widerstandsänderungen von grundsätzlicher Bedeutung zu sein. Diese Frage und die weitere, wie sich der Gesamtwiderstand im einzelnen jeweils auf die Teilstrecken des Weges, den das Wasser durch die Pflanze nimmt, verteilt, das waren die Fragen, mit denen ich meine Untersuchungen begann. Ich beschränkte mich zunächst, wie auch Köckemann (1932), in der Anwendung dieser Fragestellung auf den abgeschnittenen und durch die Schnittfläche Wasser aufsaugenden Sproß.

In einer größeren Zahl von Versuchen konnte ich den Befund Köckemanns (1932), daß bei Vorschaltung eines erheblichen Zusatzwiderstandes vor das untersuchte Sproßsystem eine Widerstandserhöhung in diesem selbst eintritt, mit der von ihm angewandten Methodik und an dem von ihm benutzten Objekt bestätigen. Auf der Suche nach der Ursache dieser Widerstandserhöhung konnte ich mich jedoch der Vermutung Köckemanns nicht ohne weiteres anschließen. Köckemann (1932) meint: „Vielleicht ändern sich die plasmatischen Widerstände gegen die Wasserbewegung bei Steigerung der Saugspannung. Denn mit starker Saugspannungserhöhung geht auch eine starke Steigerung des osmotischen Wertes des Zellinhaltes und eine Entquellung des Plasmas einher. Das nun weniger gequollene Plasma bietet dem Durchtritt von Wasser einen größeren Widerstand als das vorher stärker gequollene.“ Sicher ist daran zu denken, daß die plasmatischen Widerstände in dem betrachteten System bei Saugspannungserhöhung durch Entquellung des Plasmas eine Erhöhung erfahren, wie das denn auch die zell- und gewebephysiologischen Studien von Höfler (1930), Huher und Höfler (1930) und Brauner (1935) gezeigt haben. Darüber hinaus dürfte auch die Entquellung der Zellhäute, die das Wasser durchqueren muß, eine solche Widerstandserhöhung bedingen (v. Dellingshausen: 1933, und Brauner: 1935). Diese beiden Möglichkeiten der Widerstandserhöhung fallen in dem zu untersuchenden System nun aber nur für den Weg des Wassers durch das lebende Gewebe des Blattes in Betracht. Sie sind deshalb mit der angewandten „vereinfachten“ Ursprung-Methode, ihrer Eigenart entsprechend, die nur Durchschnittswerte der Saugkraft für ein ganzes Gewebe, in dem in diesem Fall ja gerade die Widerstandserhöhung auftreten soll, ergibt, nicht oder nur zu einem unbestimmten

Teil zu erfassen. Außerdem kann eine so gemessene Widerstandserhöhung im Gesamtsystem auf diese Weise nicht einer Teilstrecke des ganzen Weges zugeordnet werden. Zu dem Zweck muß der Ort der Messung des Saugkraftgefälles in genügender Weise bestimmt sein, was aber bei der angewandten Methode nicht der Fall ist. Die bei der Wasserleitung durch lebendes Gewebe bei hoher Beanspruchung des Systems wahrscheinlich auftretenden Widerstandserhöhungen können nur durch geeignete zellphysiologische Untersuchungen ermittelt werden, worauf ja auch K ö c k e m a n n schon hinweist.

Um festzustellen, ob die beobachtete Widerstandserhöhung nicht etwa wenigstens zum Teil auf einer Widerstandserhöhung im Gefäßsystem beruht, mußte für dieses das Saugkraftgefälle, bzw. in diesem speziellen Fall die Größe der Saugkraft, die das Blatt auf das Gefäßwasser ausübt, ermittelt werden. Dazu standen mir zwei Methoden zur Verfügung: 1. die „Methode der lebenden Manometer“, wie sie von K ö c k e m a n n (1932) ausgearbeitet worden ist, und 2. die „Schlierenmethode“ von Arcichovskij (1931).

In bezug auf die Handhabung der Methoden hielt ich mich bei der Methode der lebenden Manometer an die Angaben K ö c k e m a n n s, so daß sich hier ein näheres Eingehen darauf erübrigt. Für die Untersuchungen nach der Schlierenmethode stellte ich mir, um schneller arbeiten zu können, ein besonderes Gefäß her, in das der zur Untersuchung gelangende Sproß leicht eingedichtet werden konnte, und das ein schnelles Auswechseln der Zuckerlösungen erlaubte. Die vier Seiten waren aus Flachmessing hergestellt und hatten eine Breite von 25 mm. Die zwei vertikalen Wände dieses Messingrahmens waren mit je einer der anderen gegenüberliegenden Bohrung versehen, durch die die Sproßachse hindurchgeführt und mit Gummistopfen eingedichtet wurde, während die eine der horizontalen Wände mit einem Trichter und die andere mit einem Ablaufhahn versehen wurde, so daß ein leichtes Auswechseln der Lösungen möglich war. Die beiden Flächenwände, in der Größe 45 × 60 mm, waren schlierenfreie Glasscheiben (gereinigte photographische Platten) und dem Messingrahmen mit Picein aufgeklebt. Da das Gefäß geschlossen war, konnten Störungen durch infolge Verdunstung entstehende Schlieren nicht auftreten. Die Beobachtung der Schlieren erfolgte teils mit Hilfe einer geschwärzten durchbohrten Metallplatte mit bloßem Auge gegen eine elektrische Metallfadenlampe im Hintergrund, teils auch mit einer besonderen optischen Hilfseinrichtung, wie sie für solche Zwecke schon von Tammann (1888) angegeben und beschrieben worden ist. Als Versuchslösungen wurden volumolare Rohrzuckerlösungen (Chemikalien von Merck!) in Abstufungen von 0,01 mol verwendet.

Die mit diesen beiden Methoden gewonnenen Ergebnisse habe ich in Tabelle 1 zusammengestellt. Sie zeigt in den Spalten 1, 4, 5, 7, 10, 11, 13 und 14 eine Wiederholung der Versuche K ö c k e m a n n s an mit Gelatine (Errera: 1886) blockierten Sprossen von *Syringa vul-*

Tabelle 1. Widerstandsmessungen an abgeschnittenen Sprossen von *Spargelia vulgaris*.

	Protokoll-Nr.	W 57	W 59	W 60	W 61	W 64	W 65
1 ^x Saugkraft des transpirierenden Blattes nach der „vereinfachten“ Methode in Atm.		6,8	10,2	7,5	13,4	8,0	7,4
2 Saugkraft im Gefäß in der Nähe des transpirierenden Blattes in Atm. („Methode d. lebenden Manometer“) (a)		4,5	8,3	4,9	11,0	6,9	5,8
3 Saugkraft im Gefäß in der Nähe des transpirierenden Blattes in Atm. („Schlierenmethode“) (b)		5,2	7,5	7,1	13,6	8,7	6,2
4 ^x Saugleistung in mm ³ /min.		28,0	49,4	37,5	18,0	24,7	32,1
5 ^x Widerstand des Gesamtsystems $(W = \frac{\text{Saugleistung}}{\text{Saugkraft} \times 100})$		24,3	20,7	20,0	74,4	32,4	23,1
6 Widerstand des Gefäßsystems $(W = \frac{\text{Saugleistung}}{\text{Saugkraft} \times 100})$		a) 16,1 b) 18,6	16,8 15,2	13,1 18,9	61,1 75,6	27,9 35,2	18,1 19,3
7 ^x Saugkraft des transpirierenden Blattes bei Vorschaltung eines Zusatzwiderstandes nach der „vereinfachten“ Methode in Atm.		14,1	19,4	14,2	21,3	15,6	14,9
8 Saugkraft im Gefäß in der Nähe des transpirierenden Blattes bei Vorschaltung eines Zusatzwiderstandes („Methode d. leb. Manometer“) in Atm. (a)		13,2	18,8	13,6	20,1	15,0	14,4
9 Saugkraft im Gefäß in der Nähe des transpirierenden Blattes bei Vorschaltung eines Zusatzwiderstandes („Schlierenmethode“) in Atm. (b)		14,0	18,2	15,8	21,8	15,5	14,3
10 ^x Saugleistung bei Vorschaltung eines Zusatzwiderstandes in mm ³ /min.		4,6	7,3	5,2	6,1	6,3	5,8
11 ^x Widerstand des Gesamtsystems mit vorgeschaltetem Zusatzwiderstand. $(W = \frac{\text{Saugleistung}}{\text{Saugkraft} \times 100})$		306,5	265,8	273,1	349,2	247,6	256,9
12 Widerstand des Gefäßsystems mit vorgeschaltetem Zusatzwiderstand. $(W = \frac{\text{Saugleistung}}{\text{Saugkraft} \times 100})$		a) 287,1 b) 304,3	257,3 259,7	261,1 303,9	329,5 357,4	238,3 245,6	248,0 245,8
13 ^x Größe des Zusatzwiderstandes. (Pumpenmethode)		249,8	202,0	201,0	246,3	179,0	191,9
14 ^x Widerstandserhöhung im Gesamtsystem. (= 11–5–13)		32,4	43,1	52,1	28,5	36,2	41,9
15 Widerstandserhöhung im Gefäßsystem. (= 12–6–13)		a) 31,2 b) 35,4	38,5 41,0	47,0 84,0	22,1 35,5	31,4 32,7	38,0 34,6

Die mit x versehenen Kolonnen entsprechen der Versuchsanordnung Köckemanns.

garis. Die übrigen Spalten enthalten die Ergebnisse der von mir insofern erweiterten Versuchsanordnung, als ich versuchte, die Widerstandsverhältnisse im Gefäßsystem für sich und in bezug auf das Gesamtsystem gesondert zu ermitteln.

Die Saugspannung in den Gefäßen bestimmte ich in den ersten Versuchen dieser Art mit der „Methode der lebenden Manometer“. Später benutzte ich zur Bestimmung der Saugspannung in den Gefäßen auch die Schlierenmethode. Die Tabelle 1 enthält nur solche Versuche, bei denen beide Methoden der Saugspannungsbestimmung nebeneinander angewandt wurden. Der Vergleich der Spalten 2 und 3, bzw. 8 und 9 zeigt einen bedeutenden Unterschied in den Meßergebnissen der angewandten zwei Methoden. Es geht jedoch aus diesen Versuchen eindeutig hervor, daß die bei hoher Beanspruchung des Gesamtwasserleitsystems nach Köckemanns Versuchsanordnung beobachtete Widerstandserhöhung vornehmlich auf das Gefäßsystem entfällt. Auf diese Widerstandserhöhung im Gefäßsystem komme ich im Abschnitt IV dieser Arbeit noch einmal zurück.

Zunächst konnte ich diesem Problem nicht weiter nachgehen, da die Frage nach der Ursache der Differenz zwischen den mit der Methode der lebenden Manometer einerseits und den mit der Schlierenmethode andererseits gleichzeitig ermittelten Werten (Tabelle 1, Spalte 2 und 3, 8 und 9) alle Aufmerksamkeit erforderte. In den mitgeteilten Versuchen W61 und W64 wurde mit der Schlierenmethode die Saugkraft im Gefäß sogar höher gefunden als mit der vereinfachten Ursprung-Methode im transpirierenden Blatt, das dem Gesamtsystem vorgeschaltet war. Daraus errechnete sich dann in Versuch W61 eine Widerstandserhöhung für das Gefäßsystem allein von $35,5 \text{ Atm.} \cdot 10^2 \cdot \text{min} \cdot \text{mm}^{-3}$ gegenüber einer Widerstandserhöhung im Gesamtsystem von nur $28,5 \text{ Atm.} \cdot 10^2 \cdot \text{min} \cdot \text{mm}^{-3}$.

2. Prüfung der „Methode der lebenden Manometer“.

Um die Zuverlässigkeit der Methode der lebenden Manometer zu prüfen, brachte ich abgeschnittene Sproße von *Convolvulus spec.*, die mit der Sproßschnittfläche in Wasser standen, für 24 Stunden in ein abgeschlossenes, mit nassem Filtrierpapier ausgeschlagenes Glasgefäß (Durchmesser = 100 mm, Höhe = 120 mm). Nach 24 Stunden maß ich die Saugkraft der einzelnen Blätter mit der vereinfachten Ursprung-Methode (Technik wie bei Köckemann: 1932). Die Tabelle 2 enthält die Meßergebnisse dieser Versuche.

Tabelle 2. Vergleichende Messungen mit der „Methode der lebenden Manometer“ an Convolvulusprossen nach deren 24-stündigem Aufenthalt im dampfgesättigten Raum.

Protokoll-Nr.	S 84	S 85	S 86	S 87
3. Blatt*	2,1 Atm.	2,9 Atm.	1,8 Atm.	1,9 Atm.
5. Blatt*	2,9 „	3,4 „	2,7 „	2,9 „
6. Blatt*	3,1 „	3,7 „	3,2 „	3,2 „
8. Blatt*	3,0 „	3,7 „	3,1 „	3,4 „

* bedeutet: 3., 5., 6., 8. Blatt von der Sproßspitze ab gerechnet.

Das Ergebnis dieser Messungen überrascht in doppelter Hinsicht. Erstens hätte die gemessene Saugkraft der einzelnen Blätter eines Versuches gleich sein sollen. Es zeigte sich aber, daß die jüngeren, höher inserierten Blätter immer eine niedrigere Saugkraft hatten als die älteren. Mit diesem Befund stehen die Messungen mit der „vereinfachten“ Ursprung-Methode von Regli (1933) im Einklang, der an transpirierenden Blättern von *Aristolochia* sowohl als auch von *Vitis vinifera* mit zunehmender Insertionshöhe ein Sinken der Saugkraft fand. Ursprung (1933) hat gegen die Methode der lebenden Manometer eingewandt: „... immerhin läßt sich zeigen, daß die Methode zu falschen Werten führt. Denn blutende Maispflänzchen, die sich im dampfgesättigten Raum entwickelt haben, weisen nach der vereinfachten Methode Blattsaugkräfte von mehreren Atmosphären auf, während der Gefäßinhalt unter Druck steht und eine relativ unbedeutende osmotische Saugkraft besitzt.“ Sicherlich ist das ein Einwand gegen die Methode der lebenden Manometer, aber wahrscheinlich liegt der Fehler in jenem Teil der Methode, in dem die vereinfachte Ursprung-Methode zur Anwendung kommt. Das hat Ursprung vielleicht übersehen, jedenfalls aber noch nicht geprüft.

Zweitens wäre theoretisch in den mitgeteilten Versuchen die Saugkraft = 0 zu erwarten gewesen. Dieser Wert wurde aber nie gefunden. Auch dieser Befund stimmt mit den Angaben der Literatur überein. Weder an Blättern der Submersen noch an Blättern, die längere Zeit im dampfgesättigten Raum gestanden hatten, wurde bisher mit der „vereinfachten“ Ursprung-Methode die Saugkraft = 0 gemessen (Gehler: 1930, Ursprung: 1930, 1933, Gamma: 1932, Malin: 1932, Härtel: 1936).

Nun hat neuerdings Chien-Ren Chu (1936) die Saugkraft von Blättern, die für zwei Tage im Wasser gelegen hatten, über den Dampfdruck zu bestimmen versucht. Auch mit dieser Methode ließ sich der theoretisch zu erwartende Nullwert nicht finden. Darauf

werde ich im Abschnitt II der vorliegenden Untersuchung noch näher eingehen.

Alle diese Ergebnisse und die vorerwähnten großen Differenzen zwischen den Messungen mit der Schlierenmethode und der Methode der lebenden Manometer führten dann schließlich zur Hauptfragestellung dieser Untersuchung:

1. Gibt es eine von den osmotischen Methoden unabhängige Methode zur Bestimmung der Saugkraft lebender pflanzlicher Gewebe, die eine zuverlässige Prüfung der mit den osmotischen Methoden gefundenen Meßergebnisse ermöglicht? und

2. Können mit den osmotischen Methoden die Saugkräfte lebender pflanzlicher Gewebe zuverlässig bestimmt werden?

II. Abschnitt.

Meßmethoden zur Bestimmung des Dampfdruckes und der relativen Dampfdruckerniedrigung lebender pflanzlicher Gewebe.

1. Die Beziehungen zwischen dem osmotischen Druck und der relativen Dampfdruckerniedrigung einer Lösung einerseits und der Saugkraft einer Zelle andererseits.

Die Beziehungen zwischen dem osmotischen Druck und dem Dampfdruck einer Lösung und des Lösungsmittels ermöglichen die Errechnung des osmotischen Druckes der Lösung, wenn die relative Dampfdruckerniedrigung bekannt ist.

$$\text{Dann ist: } P = \frac{\varrho_1}{M_1} RT \ln \frac{p_0}{p_1}$$

wenn P = osmotischer Druck der Lösung,

ϱ_1 = Dichte des Lösungsmittels,

M_1 = Molekulargewicht des Lösungsmittels,

R = Gaskonstante,

T = absolute Temperatur,

p_0 = Dampfdruck des Lösungsmittels über der Lösung bei T und

p_1 = Dampfdruck des reinen Lösungsmittels bei T ist,

Die Formel ist im Bereich der von uns zu untersuchenden Systeme nach der Reihenentwicklung des natürlichen Logarithmus bis zum ersten Gliede bei dem kleinen Unterschied von p_0 und p_1 hinreichend genau. Bei der geringen Kompressibilität des Wassers (als Lösungsmittel) kann in unserem Meßbereich die von Lewis eingeführte Korrektur, derzufolge sich P um $\frac{1}{2}\lambda P^2$, wo λ der Kompressibilitätskoeffizient des Wassers ist, erniedrigt, vernachlässigt werden (Walter: 1931c).

In der botanisch-physiologischen Literatur sind diese Beziehungen des öfteren unter verschiedenen Gesichtspunkten dargestellt worden (Renner 1915, Ursprung und Blum 1930, Walter 1931a—c), so daß ich hier von einer weiteren Diskussion absehen kann. Washburn und Heuse (1915) haben sehr genaue Dampfdruckbestimmungen an Rohrzuckerlösungen bei 25° C angestellt, aus den ermittelten Werten den osmotischen Druck errechnet und diese errechneten Werte mit den von Morse empirisch gefundenen osmotischen Drucken verglichen. Es ergab sich ein Fehlerbereich von 0,4%, d. h., bei $P = 27$ Atm. eine Abweichung von $\pm 0,055$ Atm. Die Abweichung von 0,4% ist nach Ansicht der Autoren durch die Methodik der Dampfdruckmessung bedingt, die gesetzmäßige Beziehung der Größen obenstehender Formel im Bereich der Versuchsfehler aber hinreichend genau.

Wenden wir uns nun den Verhältnissen in den pflanzlichen Geweben zu, so ist in der Literatur die Ansicht allgemein, die Zelle (Plasma-schlauch und Zellsaft) wirke als Osmometer, mit dem sich die Zellhaut als Querkörper ins Gleichgewicht setze. Im Gleichgewicht ist infolgedessen der Quellsdruck der Zellwand $P_q = S_z$, also ist auch der Dampfdruck der wasserhaltigen Zellhaut gleich dem Dampfdruck einer Lösung mit dem osmotischen Druck $= P = S_z$. Die Kenntnis der relativen Dampfdruckerniedrigung ermöglicht uns also die Errechnung von S_z .

2. Die bisher ausgearbeiteten Dampfdruckmeßmethoden.

Methoden für Dampfdruckmessungen waren ausgearbeitet in Form der „Kapillarmethode“ von Ursprung und Blum (1930; ähnlich der von Barger; 1938 sagt Ursprung „Kapillarenmethode“), eine Hygrometermethode von Gradmann (1928, 1934a und b), Shull (1916) und die „gravimetrische Methode“ von Arcichovskij (1931)¹⁾. Die Kapillarmethode Ursprungs wurde bald von Harder (1930) und später von Chien-Ren Chu (1936) angewandt. Die gravimetrische Methode Arcichovskijs wurde zu wenigen Vergleichsmessungen von Köckemann (1932) herangezogen. Auch Seybold (1931, 1934), Seybold und Füsser (1931), Füsser (1933) und Brewig (1933) bedurften zur Errechnung der Transpirationswiderstände der Bestimmung des Dampfdruckes, die sie auf eigene Weise vornahmen. Die von Seybold und dessen Schülern angewandte Methode der Dampfdruckbestimmung war für unsere Fragestellung nicht anwendbar. Bei Gradmanns Methode muß die Einstellung eines Gleichgewichtes zwischen

1) Die Arbeit von van den Honert (1936) ist mir erst nach Abschluß des Manuskripts bekanntgeworden.

Untersuchungsobjekt, Dampfraum und Hygrometer abgewartet werden. Das dauert aber mehrere Wochen. Deshalb mußte auch diese Methode von vornherein unberücksichtigt bleiben.

So blieben nur noch die Kapillarmethode von Ursprung und Blum und die gravimetrische Methode von Arcichovskij für unsere Untersuchung übrig. Beide Methoden beruhen auf der Beobachtung des Wasserdampfaustausches zwischen dem zu untersuchenden Objekt und einer Vergleichslösung bekannter Konzentration und gleicher Temperatur. Der Dampfaustausch erfolgt durch den Untersuchungsraum auf dem Wege der Diffusion. Die geringe Geschwindigkeit der Diffusion bietet, wie wir bald sehen werden, die erste Schwierigkeit bei allen Untersuchungen dieser Art. Die gravimetrische Methode Arcichovskijs hatte den Vorteil eines kurzen Diffusionsweges und der Gegenüberstellung großer Austauschflächen für sich, während die Kapillarmethode die Möglichkeit des gleichzeitigen Vergleichs mehrerer Lösungen verschiedenen Dampfdrucks an demselben Objekt bot.

3. Prüfung der gravimetrischen Methode von Arcichovskij.

Ich beschäftigte mich zunächst mit der gravimetrischen Methode. Die von Arcichovskij selbst mit dieser Methode erzielten Meßergebnisse an Blättern von *Asarum europaeum*, nach denen der Dampfdruck dieser Blätter dem von Kalisalpetarlösungen zwischen 0,6 und 1,0 mol gleich sein soll, nötigten von vornherein wegen der für eine Schattenpflanze des feuchten Waldbodens ungewöhnlich hohen Saugkraft zu größter Vorsicht.

In der Art der Anwendung der Methode ging ich aus von der Beschreibung, die Arcichovskij in seiner Arbeit von 1931 gibt. Glasfilter oder Binssteinscheiben hatte ich nicht zur Hand. Deshalb stellte ich die Objekte in meiner Versuchsanordnung der freien Oberfläche der Vergleichslösungen gegenüber. Die Anordnung war folgendermaßen: In ein Glasgefäß von 55 mm Durchmesser wurde, wie die Skizze der Fig. 1 zeigt, am Boden ein Kupferring von 48 mm Durchmesser und 4 mm Höhe mit Paraffin angegossen, so daß auch der ganze Kupferring mit einer dünnen Schicht von Paraffin überzogen war. In dieses von Kupferring und Glasboden gebildete Gefäß kam die Vergleichslösung. Da sie an den paraffinierten Wänden nicht haften konnte, wurde 1 mm vom oberen Rand des Kupferringes entfernt mit Hilfe einer Nadel ringsherum das Paraffin so fortgeschabt, daß der obere Rand paraffiniert blieb und das Heraufkriechen der Lösung verhinderte. Durch eine zweckentsprechende Wahl der eingefüllten Lösungsmenge wurde die Ausbildung einer konkaven oder konvexen Oberfläche vermieden und eine ebene Oberfläche erzielt. Auf den Kupferring a wurde

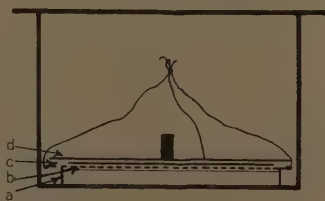


Fig. 1. (Maßstab: 2/3.)

ein dünnes, paraffiniertes rundes Kupfersieb b gelegt, darauf das Objekt c, und dieses mit dem paraffinierten Messingdeckel d bedeckt. Zum Herausheben und Hineinlassen von Sieb, Objekt und Deckel waren an dem Sieb drei mit Paraff. liqu. getränkte Zwirnsfäden befestigt. Der Abstand zwischen Versuchsobjekt und Oberfläche der Vergleichslösung war in meiner Anordnung wie bei Arcichovskij 1,5—2 mm. Das Versuchsgefäß hatte einen geschliffenen Rand und wurde mit einem Schliffdeckel geschlossen. Die Versuche wurden wie bei Arcichovskij in einem Thermostaten durchgeführt, dessen Temperaturschwankungen $0,1^{\circ}\text{C}$ nicht überstiegen. Um nicht durch die Temperatur des Thermostatenbodens beeinflusst zu werden, standen die Versuchsgefäße auf einem kleinen Rahmen, der auf einer 3 cm dicken Watteschicht lag.

Die Wägungen des Versuchsobjektes wurden mit einer guten Analysenwaage so vorgenommen, daß das fertig zwischen Sieb und Deckel montierte Objekt mit Hilfe einer Stanniolscheibe möglichst vor Verdunstung geschützt wurde. Von der Anwendung eines Wägegläschens sah ich ab. Mehrere nacheinander ausgeführte Vergleichsmessungen zeigten, daß die Versuchsobjekte bei dem Vorgang des Wiegens kein Wasser in meßbarer Menge verloren. Die Versuchsobjekte wurden vor der Untersuchung gleich den fertig mit Lösung beschickten Apparaten zur Erreichung konstanter Temperatur in den Thermostaten gebracht, in dem die Vergleichslösungen und unbenutzten Apparate auch aufbewahrt wurden.

Meine ersten Messungen mit dieser Apparatur nahm ich an Blättern von *Impatiens parviflora* vor. Die Blätter wurden aus dem Garten geholt, die Blattunterseite dem Sieb zugekehrt zwischen Sieb und Deckel gelegt und im Thermostaten auf eine Stanniolscheibe gesetzt. Nach 15 Minuten wurden die Blätter in dieser Anordnung mit der Stanniolscheibe gewogen und dann ohne diese in die wie oben beschrieben vorbereiteten Versuchsgefäße gesenkt. Letztere waren mit 0,05—0,2 mol Rohrzuckerlösungen in Abstufungen von 0,05 mol beschickt. Nach 30 Minuten Aufenthalt in diesen Versuchsgefäßen wurden die Blätter dann wieder unter Anwendung der Stanniolscheibe gewogen. Während ich den Messungen Arcichovskijs entsprechend verhältnismäßig niedrige Dampfdrucke als Meßergebnisse erwartete, ergab sich das Gegenteil. In zwei Versuchsreihen verloren die Blätter noch über 0,05 mol Rohrzuckerlösung Wasser. Tabelle 3 gibt die beiden Versuchsreihen wieder.

Tabelle 3. Dampfdruckmessungen nach der gravimetrischen Methode an Blättern von *Impatiens parviflora*.

Protokoll Nr. D12			Protokoll Nr. D13		
mol RZLsg	Blattroh- gewicht in mg	Gewichts- änderung in mg	mol RZLsg	Blattroh- gewicht in mg	Gewichts- änderung in mg
0,05	284	— 5	0,05	212	— 4
0,10	306	— 4	0,10	243	— 7
0,15	297	— 7	0,15	281	— 13
0,20	254	— 9	0,20	198	— 11

Die Methode erwies sich als unzuverlässig. Bei einer genaueren Durchsicht der Arbeit Arcichovskijs zeigte sich, daß für die Anwendbarkeit der Methode notwendige Voraussetzungen ungeprüft geblieben waren, ganz abgesehen davon, daß die Arbeit oft, wahrscheinlich infolge sprachlicher Schwierigkeiten, sachlich unverständliche Formulierungen enthält. Unklar ist vornehmlich der Satz: „Brachten wir z. B. das Blatt in einen geschlossenen Raum, wo das destillierte Wasser eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre bildet, so wird das Blatt ebensogut den Wasserdampf einsaugen, wie es vorher ihn verloren hatte, sein Gewicht wird dabei natürlich steigen.“ Die Anwendung der verschiedenen grammatischen Zeiten erlaubt uns keinen Schluß, ob experimentell geprüft wurde, daß das Blatt tatsächlich „ebensogut“ den Wasserdampf einsaugt, oder ob das nur eine Hypothese ist, wie ich vermute. Das zu wissen ist aber sehr wichtig, da ein gleichmäßiges Verhalten des zu untersuchenden Systems gegenüber Wasserdampfaufnahme und -abgabe zu den wesentlichen Voraussetzungen der Methode gehört. Von vornherein hielt ich es sogar für unwahrscheinlich, daß ein so kompliziertes Organ, wie es das Blatt darstellt, sich in der Wasserdampfaufnahme und -abgabe gleich verhalten soll. Tatsächlich ist das auch, wie ich weiter unten zeigen werde, nicht der Fall. Nach dem zuletzt zitierten Satz fährt Arcichovskij dann weiter fort: „Ersetzen wir das destillierte Wasser in unserem geschlossenen Raume durch eine Lösung, so wird das Gewicht des Blattes sich wechselnd verändern, je nachdem die Saugkraft der Lösung stärker oder schwächer als diejenige des Blattes ist.“ Das gilt offenbar aber nur dann, wenn der Versuchsraum über der Lösung der jeweiligen Lösungskonzentration entsprechend dampfgesättigt ist. Das ist die zweite wesentliche Voraussetzung für die Anwendbarkeit der Methode. Ferner setzt die Methode Temperaturgleichheit von Untersuchungsobjekt und Lösungsoberfläche voraus. Arcichovskij nimmt an, daß dieser Forderung durch das Einbringen der Apparatur in den Thermostaten mit $0,1^{\circ}\text{C}$ nicht übersteigenden Schwankungen hinreichend genügt ist. Immerhin entspricht einer Temperaturdifferenz von $0,1^{\circ}\text{C}$ eine Dampfdruckdifferenz von etwa $0,1\text{ mm Hg}$, die bei gleichbleibender Temperatur auch durch eine Konzentrationsänderung der Rohrzuckerlösung von etwa $\frac{1}{3}\text{ mol}$ hervorgerufen werden kann, der wiederum eine Änderung des osmotischen Druckes von rund 10 Atm. entsprechen würde. Außerdem ist ohne Temperaturkontrolle nicht zu entscheiden, ob nicht innerhalb der Apparatur zwischen lebendem Versuchsobjekt und Vergleichslösung auch bei äußerster Temperaturkonstanz des Thermostaten Tem-

peraturdifferenzen auftreten werden. Die Notwendigkeit, diesen genannten Voraussetzungen im Experiment zu genügen, enthält alle Schwierigkeiten, die sich Dampfdruckmessungen dieser oder ähnlicher Art entgegenstellen.

Die von Arcichovskij angekündigte Veröffentlichung der mit der Methode angestellten Modellversuche ist wohl nicht mehr erfolgt. Der von dem Forscher diesen Untersuchungen entnommene und in der hier zitierten Arbeit mitgeteilte Befund: „Bei Anwendung von Filtrierpapier (mit Lösung getränktes Filtrierpapier als Versuchsobjekt, Anm. d. Verf.) genügt z. B. $\frac{1}{2}$ Stunde für das Einstellen eines praktischen Gleichgewichts (etwa 95 % des endlichen Wassergehaltes)“, steht zu den Ergebnissen meiner gleich zu schildernden Versuche in scharfem Gegensatz.

In bezug auf die Art, wie die Methode von Arcichovskij praktisch gehandhabt wird, wären noch einige Einwände zu machen, doch sollen diese, weil in unserem Zusammenhang bedeutungslos, übergangen werden.

Nach dem Ausfall der in Tabelle 3 dargestellten Messungen beschäftigte ich mich nun zunächst mit Modellversuchen. Als Versuchsobjekte dienten mir dabei mit Lösungen bekannter Konzentration getränkte Filtrierpapiere (von Schleicher u. Schüll, Nr. 595, Marke Selecta) von 45 mm Durchmesser. Wie auch in den oben dargestellten Versuchen standen die Apparaturen mindestens 2 Stunden vor Versuchsbeginn im Thermostaten, desgleichen die Vergleichslösungen, die Lösungen, die zum Tränken des Filtrierpapiers dienten und auch die noch trockenen Filtrierpapiere selbst. Zum Versuch wurden die Filtrierpapiere in die Lösungen getaucht, leicht abgetupft, zwischen Sieb und Deckel gelegt, schnell gewogen und in die Apparatur wie üblich gebracht. Das Arbeiten erfolgte so schnell, daß meßbare Gewichtsverluste während des ganzen Vorganges bis zum Einbringen in die Apparatur nicht auftraten, was wiederholt kontrolliert wurde. Ich wählte als Vergleichslösung eine 0,3 mol Rohrzuckerlösung, während das als Objekt dienende Filtrierpapier mit einer 0,35 mol Rohrzuckerlösung getränkt wurde. Die Versuchsdauer war 30 Minuten (Arcichovskij: 15 Minuten!). In allen Fällen hatten die getränkten Filtrierpapiere am Versuchsende an Gewicht statt zugenommen mehr oder weniger verloren. Darauf stellte ich Reihenversuche mit Änderung der Versuchsdauer an. Die

•• Tabelle 4 gibt zwei typische Doppelreihen dieser Versuche wieder.

Aus der Tabelle 4 geht hervor, daß auch die mit hypermysischer (Arcichovskij) Lösung getränkten Filtrierpapiere zunächst alle Wasser

Tabelle 4.

Modellversuche zur gravimetrischen Methode.

Protokoll Nr. D 27

- a) mit 0,35 mol NaCl-Lsg. getränktes Filtrierpapier über 0,30 mol NaCl-Lsg.
 Anfangsgewicht: 20,102 g (einschl. Sieb und Deckel)
 Versuchsdauer: 45' 60' 120' 180'
 Gewichtsänderung: — 4 mg — 1 mg — 2 mg — 1 mg
- b) mit 0,30 mol NaCl-Lsg. getränktes Filtrierpapier über 0,35 mol NaCl-Lsg.
 Anfangsgewicht: 19,953 g (einschl. Sieb und Deckel)
 Versuchsdauer: 45' 60' 120' 180'
 Gewichtsänderung: — 5 mg — 4 mg — 4 mg —

Protokoll Nr. D 31

- a) mit 0,35 mol NaCl-Lsg. getränktes Filtrierpapier über 0,30 mol. NaCl-Lsg.
 Anfangsgewicht: 20,093 g (einschl. Sieb und Deckel)
 Versuchsdauer: 146' 565'
 Gewichtsänderung: — 1 mg + 7 mg
- b) mit 0,30 mol NaCl-Lsg. getränktes Filtrierpapier über 0,35 mol NaCl-Lsg.
 Anfangsgewicht: 20,092 g (einschl. Sieb und Deckel)
 Versuchsdauer: 146' 565'
 Gewichtsänderung: — 3 mg — 8 mg

verlieren. Die Erklärung dafür ist darin zu suchen, daß der Untersuchungsraum bei Versuchsbeginn weit dampfuntersättigt war. Zur Sättigung dieses Raumes lieferte dann nicht nur die Vergleichslösung, auf deren Dampfdruck sich der Raum ja einstellen soll, Wasserdampf, sondern auch das Untersuchungsobjekt. Dieses verliert solange Wasserdampf, bis der Raum dem Dampfdruck des Objektes entsprechend gesättigt ist. Wie lange dieses bei der geringen Geschwindigkeit der Diffusionsvorgänge dauert (10 Stunden!), das kommt gleichfalls in der Tabelle 4 zum Ausdruck. Eine Störung wird sicher auch noch durch den großen Raum hervorgerufen, der sich über dem Objekt befindet, da bis zu seiner Sättigung dauernd Wasserdampf aus dem zwischen Objekt und Vergleichslösung befindlichen Raum in ihn hinein diffundiert. Weiter zeigt die Tabelle 4, daß die festgestellten Gewichtsänderungen nicht etwa der Zeit proportional verlaufen. Diese Disproportionalität dürfte durch Temperaturdifferenzen zwischen Vergleichslösung und Objekt bedingt sein.

In einem Ergänzungsversuch wurde das mit 0,35 mol NaCl-Lösung getränkte Filtrierpapier durch eine 8 mm lange Kapillare aus Jenaer Geräteglas Nr. 20 von 0,6 mm Durchmesser ersetzt, die mit 0,35 mol NaCl-Lösung beschickt war. Es wurden 6 Versuche mit verschiedenen langer Versuchsdauer unter sonst gleichen Bedingungen angestellt. Die Länge der Flüssigkeitssäule in der Kapillare wurde vor Einbringen derselben in die Apparatur und am Versuchsende mikroskopisch gemessen.

Durch doppeltes Messen der Länge der Flüssigkeitssäule, indem die in die Apparatur gebrachte Kapillare sofort wieder herausgenommen und einer nochmaligen Messung unterworfen wurde, wurde sichergestellt, daß die Verdunstung aus der Kapillare während des schnell verlaufenden Meßvorganges keinen meßbaren Fehler hervorrief.

Die Tabelle 5 zeigt das Ergebnis dieser Meßreihe. Es entspricht durchaus dem von Tabelle 4, wie auch zu erwarten war.

Tabelle 5.

Verhalten einer mit 0,35 mol NaCl-Lsg. beschickten Kapillare in der Apparatur der „gravimetrischen Methode“ über einer 0,30 mol NaCl-Lsg. in Abhängigkeit von der Zeit.						
Protokoll Nr. D 43						
Versuchsdauer	30'	60'	120'	180'	360'	580'
Längenänderung der Flüssig- keitssäule in Skalenteilen des						
Okularmikrometers	—8	—13	—12	—11	+4	+14

4. Kapillarmethode.

Betrachten wir in dem zuletzt geschilderten Versuch umgekehrt die Vergleichslösung als Versuchsobjekt, so stellt der Versuch gleichzeitig den ersten Modellversuch der Kapillarmethode dar. Würden wir den Versuch nach 120 Minuten als beendet angesehen haben, so würde er als gravimetrische Methode einen zu hohen Dampfdruck der Kapillarenlösung, als Kapillarmethode einen zu niedrigen Dampfdruck der Bodenlösung ergeben haben. (Entsprechend würde im ersten Fall der osmotische Druck der Kapillarenlösung zu niedrig und im zweiten Fall der osmotische Druck der Bodenlösung zu hoch gefunden worden sein.)

Wie alle diese Versuche gezeigt haben, ist in dem großen Raum der beschriebenen Apparatur schwer eine genügende Dampfsättigung zu erzielen. Das stimmt auch mit den diesbezüglichen Erfahrungen der Physiker überein.

Bei den nun weiter angestellten Modellversuchen benutzte ich dementsprechend Gefäße günstigerer Abmessungen. Glasgefäße von 16 mm Durchmesser und 8 mm Höhe mit geschliffenem Rand wurden durch ein darauf gelegtes großes Deckglas unter Verwendung von Paraff. liqu. geschlossen. An der Innenseite dieses Deckglases waren die Kapillaren aus Jenaer Geräteglass Nr. 20 von 8 mm Länge und 0,6 mm Durchmesser mit schmalen Streifen von Isolierband befestigt, so daß die mikroskopische Messung des jeweiligen Meniskusabstandes der Vergleichslösungen ohne Schwierigkeiten vorgenommen werden konnte. Die zu messenden Lösungen wurden in die Gefäße so hoch eingefüllt, daß etwa 1 mm Raum zwischen der Oberfläche der Lösung und den Kapillaren verblieb. Die Versuche wurden im Thermostaten durchgeführt.

Ursprung und Blum (1930) erörtern eingehend die für die Methode wichtigen Faktoren, so daß ich auf diese Arbeit verweisen und

mich darauf beschränken kann, allein auf die dem Experiment entgegenstehenden Schwierigkeiten einzugehen. Die Versuche sollen im einzelnen nicht mitgeteilt werden, sie entsprechen in der Hauptsache den von Ursprung und Blum in der genannten Arbeit mitgeteilten sowohl in der Versuchsanordnung als auch in den Ergebnissen. Wie sich auch in den Versuchen dieser Forscher immer wieder zeigte, liegen die Meniskusänderungen aufeinanderfolgender gleichmäßig abgestufter Lösungskonzentrationen nicht auf einer Geraden. Die Längenänderungen der Flüssigkeitssäulen in den Kapillaren sind sehr verschieden, was wahrscheinlich durch Temperaturdifferenzen, die sich auch bei sorgfältigstem Arbeiten nicht vermeiden lassen, bedingt ist. Ursprung und Blum versuchen die infolge von Temperaturdifferenzen entstehenden Fehler durch Berücksichtigung der Ausschläge einer eingeführten Vergleichskapillare möglichst weitgehend zu kompensieren. Sie schreiben dazu: „Unregelmäßigkeiten zwischen den einzelnen Kapillaren vermag auch die Vergleichskapillare nicht auszugleichen; es ist uns aber kein Fall vorgekommen, in welchem diese Unregelmäßigkeiten zufällig so verlaufen wären, daß sie eine falsche Saugkraft vorgetäuscht hätten.“ Mir ist das in meinen Modellversuchen allerdings immer wieder begegnet. Auch in den von Ursprung und Blum veröffentlichten Versuchen (z. B.: Versuch Nr. 5 auf Seite 285 bei 10 und 71 cm Hg Luftdruck nach 2 und 5 Stunden!) ist eine eindeutige Zuordnung wohl nicht immer möglich.

Eine hinreichende Dampfsättigung des Untersuchungsraumes war sowohl in den Versuchen von Ursprung und Blum als auch in den von mir entsprechend angestellten im allgemeinen nach 3—5 Stunden erreicht. Diese verhältnismäßig schnelle Einstellung auf den Dampfdruck der Untersuchungslösung war durch die große freie Oberfläche derselben bedingt. Diese große freie Oberfläche hat aber für die Methode auch insofern eine Bedeutung, als ihr gegenüber der Dampfdruck der Kapillarenlösungen die Einstellung des Versuchsraumes auf den Sättigungsdruck der Untersuchungslösung nicht meßbar beeinflußt. Darauf ist auch von Ursprung und Blum hingewiesen worden. Dieser Punkt ist aber für die Anwendung der Methode zur Messung von relativen Dampfdruckerniedrigungen lebender pflanzlicher Gewebe von besonderer Bedeutung. — Vgl. auch Laué (1938, S. 194).

Bei Verkleinerung der Oberfläche der Untersuchungslösung, oder aber, was dem gleichkommt, bei Zwischenschaltung eines Diffusionswiderstandes zwischen Untersuchungslösung und Meßkapillaren, wie es ja sicherlich beim pflanzlichen Gewebe als zu untersuchendem Objekt der Fall ist, werden die Kapillarenlösungen zur Sättigung des Versuchs-

raumes um so mehr Wasserdampf abgeben, je größer dieser Diffusionswiderstand ist, und dementsprechend werden um so niedrigere Dampfdrucke bzw. um so höhere Saugkräfte das Meßergebnis sein. Die Längenänderung der Flüssigkeitssäulen ist also nicht mehr wie bei einer großen frei gegenüberstehenden Lösungsoberfläche allein vom Dampfdruck des zu messenden Objektes abhängig, sondern auch vom Widerstand, den der Wasserdampf auf seinem Wege überwinden muß. Dieser Faktor müßte daher bei jeder einzelnen Messung vorher bestimmt und dann berücksichtigt werden. Das ist aber experimentell wenigstens vorläufig noch mit nicht zu bewältigenden Schwierigkeiten verbunden.

Diese Notwendigkeit ist Ursprung und Blum sicher nicht entgangen, da sie die von ihnen in die botanisch-physiologische Literatur eingeführte Kapillarmethode nur zur Messung von Bodensaugkräften angewandt haben, nicht aber zur Messung der Saugkräfte von Geweben, obgleich es ja sicher nahe gelegen hat, die von diesen Forschern vorgenommenen zahlreichen osmotischen Saugkraftmessungen, die in der Literatur stark umstritten sind, durch eine unabhängige zweite Methode zu sichern. Auch Harder (1930) hat die Kapillarmethode nur zur Messung der Saugkräfte von Böden angewandt. Chien-Ren Chu (1932) erst benutzte dann die Kapillarmethode zur Messung der Saugkräfte pflanzlicher Gewebe. Der günstige Ausfall der Modellversuche mit großer freier Oberfläche der Untersuchungslösung schien ihm hinreichende Sicherheit für die Anwendungsmöglichkeit der Methode zu bieten. Er hat dabei aber nicht beachtet, daß das pflanzliche Gewebe nicht ohne weiteres einer Lösung mit freier Oberfläche oder einem mit Lösung getränkten Filtrierpapier gleichgesetzt werden darf. Aus diesem Grunde dürfte er allgemein zu hohe Saugkräfte gemessen haben. Darauf soll aber erst weiter unten eingegangen werden. Auch Pringsheim (1927) versuchte, den Dampfdruck an lebenden pflanzlichen Geweben zu bestimmen, gab diese Versuche aber wegen der großen sich entgegentstellenden Schwierigkeiten wieder auf.

5. Prüfung verschiedener Möglichkeiten, die relative Dampfdruckerniedrigung an lebenden pflanzlichen Geweben zu messen.

Im folgenden sollen nun zunächst die von mir inzwischen unternommenen Versuche dargestellt werden, auf Grund der bisher gemachten Erfahrungen neue Methoden zu finden, die eine zuverlässige Bestimmung des Dampfdruckes, bzw. der relativen Dampfdruckerniedrigung an lebenden pflanzlichen Geweben ermöglichen.

Alle direkten manometrischen Methoden mußten von vornherein wegen der Partialdrucke der bei den zu untersuchenden Systemen notwendig immer vorhandenen Gase ausschalten.

Die unter Benutzung der Hygroskopizität verschiedener biologischer Objekte hergestellten Hygrometer, wie sie ähnlich von Fr. Darwin (1895) schon früher beschrieben wurden, führten nicht zum Erfolg. Ich benutzte verschiedene Grannen, Elateren der *Equisetum*-Sporen und Peristomzähne von Moossporenkapseln. Neben den übrigen schon oben erwähnten Schwierigkeiten trat in diesen Versuchen noch eine weitere hinzu, die Hysterese bei der Quellung von Kolloiden. Die Bedeutung der Hysterese für alle derartigen Experimente in unserem Meßbereich kam in dem folgenden Versuch klar zum Ausdruck.

Schweitzer (1933) beschrieb eine Methode zur Feuchtigkeitsmessung mit Hilfe von Cellophan als quellender Substanz. Ich baute mir ein unserem zu messenden System entsprechendes Hygrometer dieser Art.

Der Untersuchungsraum, in dem sich der Dampfdruck des zu untersuchenden Objektes einstellen mußte, wurde möglichst niedrig gehalten. Er war eine Metallkammer von 1,5 mm Höhe, 1,5 mm Breite und 15 mm Länge (Fig. 2). An der einen Schmalwand war ein Cellophanstreifen von 0,02 mm Dicke, 1 mm Breite und 13 mm Länge befestigt. Die andere Schmalwand war durchbohrt. Durch die Bohrung führte ein in einen Haken endigender Glasfaden nach außen, der an dem Cellophanstreifen befestigt war.

In den Haken wurde ein über eine Spiegelrolle laufender Faden, der an seinem freien Ende mit einem Gewicht versehen war, das den Cellophanstreifen gleichmäßig unter gelindem Zug hielt, eingehängt. Die Bohrung, durch die der Glasfaden nach außen führte, hatte 0,75 mm im Durchmesser. Sie wurde mit einem Paraffinöltropfen verschlossen. Dadurch wurde ein dichter Abschluß des Untersuchungsraumes und eine reibungslose Bewegung des Glasfadens gewährleistet. Jede Längenänderung des Cellophanstreifens bewirkte in dieser Anordnung eine entsprechende Bewegung der Spiegelrolle. Diese Bewegung wurde auf einer 2 m entfernten gekrümmten Skala (mit dem Krümmungsradius = 2 m) durch Projektion des Glühfadens einer elektrischen 4-Volt-Birne über den Spiegel auf dieser Skala gemessen. Der Cellophanstreifen war vor den unternommenen Versuchen, nachdem er in die Apparatur gebrauchsfertig eingebaut worden war, nach den Angaben Schweitzers künstlich dadurch gealtert worden, daß er tagelang über Wasser und Zuckerlösung verschiedener Konzentration gestanden hatte.

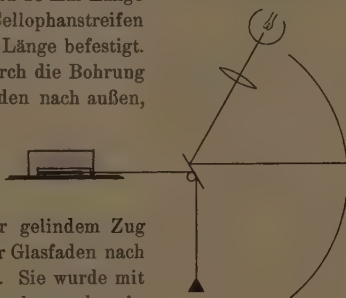


Fig. 2.

Die umstehende Kurve (Fig. 3) stellt den letzten nach mehrwöchigen Versuchen angestellten Modellversuch dar, bei dem mit Rohrzuckerlösung getränkte Filtrierpapierstreifen als zu untersuchende Ob-

jekte verwendet wurden. Die Unbrauchbarkeit dieser Methode infolge des in diesem Bereich hoher relativer Luftfeuchtigkeit überragenden Einflusses der Hysterese ist offensichtlich. Unsere Messungen liegen alle in dem Bereich der steil ansteigenden Quellungskurve (Katz, 1914), in dem einer geringen Änderung des Dampfdruckes eine große Änderung des Wassergehaltes der Zellulose entspricht. Ich mußte danach alle derartigen Versuchsanstellungen aufgeben.

Auch die Versuche, mit Hilfe des Interferometers der Fa. C. Zeiss¹⁾, die Konzentrationsänderungen von Zuckerlösungen bekannter Ausgangskonzentration, über denen die Versuchsobjekte in möglichst geeigneten Gefäßen längere Zeit gelegen hatten, zu bestimmen, führten nicht zum Ziel. Grundsätzlich zeigten sich dieselben

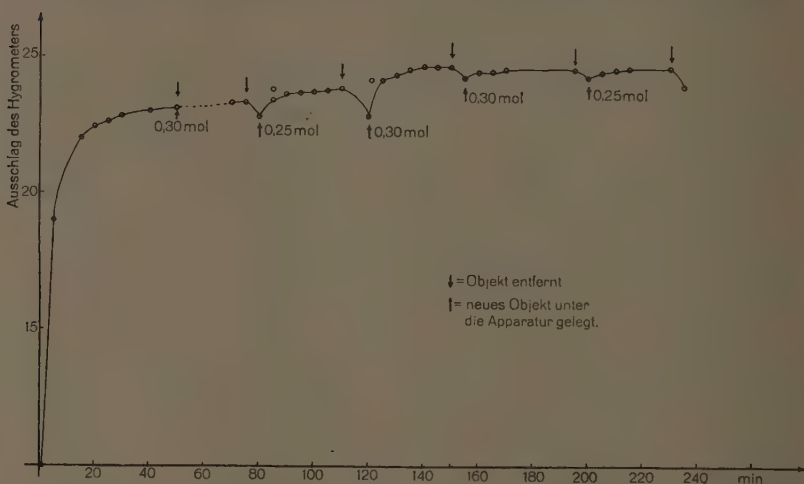


Fig. 3.

Fehlerquellen wie bei der gravimetrischen Methode, nur daß sie sich entgegengesetzt auswirkten, da hier der Wasserverlust bzw. -gewinn der Vergleichslösung, und nicht, wie bei der „gravimetrischen Methode“, des Objektes, beobachtet wurde.

Zeigten alle die bisher mitgeteilten Untersuchungen unter anderem die große Schwierigkeit, infolge der geringen Geschwindigkeit der Wasserdampfdiffusion einen dem zu untersuchenden Objekt, bzw. der Vergleichslösung entsprechend dampfgesättigten Raum herzustellen, so ergaben inzwischen mit Hilfe von Thermoelementen angestellte Tem-

1) Die Apparatur lieh mir Herr Prof. Joos, der seinerzeit die optische Sammlung des Physikalischen Institutes der Universität Jena verwaltete, in entgegenkommender Weise. Ich sage ihm dafür auch an dieser Stelle meinen besonderen Dank.

peraturvergleichsmessungen zwischen Objekt und Vergleichslösung die unbedingte Notwendigkeit der Temperaturkontrolle. Das Einstellen der Apparatur in den Thermostaten genügte bei weitem nicht, wenn es sich um die Messung lebender Gewebe handelte.

Es sollen nun zwei von mir ausgearbeitete Methoden beschrieben werden, von denen die eine eine exakte Bestimmung der relativen Dampfdruckerniedrigung an lebenden pflanzlichen Geweben ermöglicht, während die andere, die zuerst beschrieben werden soll, dieses Ziel nicht erreichen ließ. Sie soll hier aber doch eingehend geschildert werden, weil die mit dieser Methode erzielten Ergebnisse eindeutige Einsichten in schon angedeutete Fehlerquellen der bisher besprochenen Dampfdruckmeßmethoden liefern, und weil sie in einer späteren Arbeit zur Bestimmung von Diffusionswiderständen, bzw. Transpirationswiderständen in einer besonderen Versuchsanordnung verwendet werden soll.

Beide Methoden beruhen auf dem Vergleich eines Systems bekannter relativer Dampfdruckerniedrigung mit dem zu messenden System. Da mit dem Dampfaustausch (= Massenaustausch) immer ein Energieaustausch verbunden ist, so bestehen die zwei Möglichkeiten, entweder den Energieaustausch oder den Massenaustausch messend zu verfolgen. Ich habe beide Möglichkeiten in den beiden im folgenden zu beschreibenden Methoden ausgenutzt, von denen ich zunächst die „energetische Methode“ zur Messung der relativen Dampfdruckerniedrigung darstelle.

6. Die „energetische Methode“ zur Messung der relativen Dampfdruckerniedrigung.

Diese Methode ist auf folgenden Überlegungen aufgebaut: Bringe ich in ein adiabatisches Gefäß zwei gleiche Kapillaren, deren eine mit Wasser, deren andere mit 1 mol Rohrzuckerlösung gefüllt ist, und ist dieses Gefäß konstant einer 0,5 mol Rohrzuckerlösung entsprechend dampfgesättigt, so wird die mit Wasser gefüllte Kapillare in der Zeiteinheit ebensoviel Wasserdampf verlieren als Kapillare 2 aufnimmt, wie es durch das Dampfdruckgefälle bedingt ist und der linearen Abhängigkeit der Austauschgeschwindigkeit von der Dampfdruckdifferenz entspricht. Dem ersten Hauptsatz der Thermodynamik zufolge muß nun aber weiter die Kapillare 1 beim Verdunstungsprozeß ebensoviel Energie, in diesem Fall in Form von Wärme, verlieren, wie Kapillare 2 an Wärme gewinnt. Gleiche Wärmekapazität der mit Wasser bzw. der mit Lösung gefüllten Kapillare vorausgesetzt, wird sich dieser Wärme-

austausch in gleicher Temperaturzu- und -abnahme der Kapillarenflüssigkeiten äußern. In dem vorliegenden Fall muß sich die Kapillare 1 also um denselben Betrag abkühlen, um den sich Kapillare 2 erwärmt. Ist dagegen der Untersuchungsraum konstant einer 0,25 mol Rohruckerlösung entsprechend dampfgesättigt, so muß sich Kapillare 2 entsprechend dem oben ausgeführten dreimal so stark erwärmen als sich Kapillare 1 abkühlt, da die Dampfdruckdifferenz wegen der Proportionalität zwischen Konzentration und relativer Dampfdruckerniedrigung (1. Raoult'sches Gesetz), zwischen Raum und Kapillare 2 jetzt dreimal so groß ist wie zwischen Raum und Kapillare 1. Bezeichnen wir mit t_1 die Temperaturabnahme der Kapillare 1 und mit t_2 die Temperaturzunahme der Kapillare 2, dann läßt sich die Konzentration der zu untersuchenden Rohruckerlösung aus dem Temperaturverhältnis errechnen. Es ist dann: $c = \frac{|t_1|}{|t_1| + |t_2|} \cdot 1 \text{ mol RZLsg.}$, sofern t_1 und t_2

verschiedenes Vorzeichen haben, d. h., sofern die Konzentration der zu untersuchenden Lösung zwischen 0 und 1 mol Rohrucker ist.

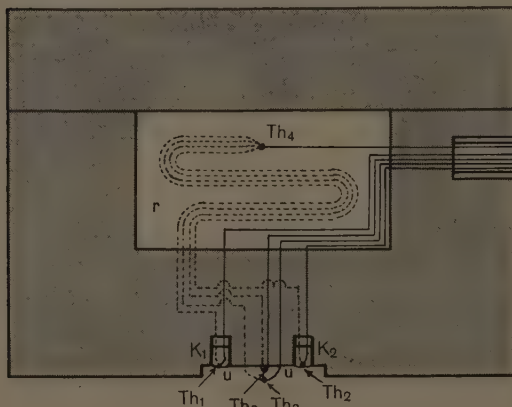


Fig. 4. (Maßstab: 3/2.)

Die auf Grund der vorstehenden Überlegungen gebaute Apparatur besteht aus dem Untersuchungsraum u (Fig. 4), der in einen paraffinierten Korkzylinder von 50 mm \varnothing und 25 mm Höhe eingearbeitet wurde, den Kapillaren K_1 und K_2 , den Thermoelementen Th_1 , Th_2 , Th_3 und dem Nullelement Th_0 . Es war bei der Konstruktion darauf zu achten, daß nicht der Dampfdruck des zu unter-

suchenden Objektes direkt gemessen wird, sondern der im Dampfraum u bestehende Dampfdruck. Den bisher gewonnenen Erfahrungen gemäß mußte deshalb der Dampfraum möglichst niedrig und die freie Oberfläche des zu untersuchenden Objektes möglichst groß gestaltet werden, um eine entsprechende Sättigung des Raumes zu erzielen. Der Untersuchungsraum u hat in meiner Apparatur eine Höhe von 1 mm, eine Länge von 12 mm und eine Breite von 5 mm. Die Kapillaren K_1 und K_2 wurden aus Jenaer Geräteglas 20 hergestellt. Sie hatten einen Durchmesser von 1,9 mm und eine Länge von 3 mm. Auf der einen Seite waren sie mit Paraffin verschlossen worden, so daß nach ihrer Füllung ein Dampfaustausch nur an der einen Kapillarenöffnung möglich war. Die

für den Dampfaustausch zur Verfügung stehende Oberfläche der Kapillarenflüssigkeit mußte, um vergleichbare Dampfaustauschgeschwindigkeiten zu bekommen, bei beiden Kapillaren genau gleich groß sein. Deshalb wurden die Kapillaren so hergestellt, daß eine Kapillare von der doppelten Länge halbiert wurde und die durch diesen gemeinsamen Schnitt gewonnenen Öffnungen der beiden Kapillaren je die Verdunstungsfläche der Kapillarenflüssigkeiten begrenzten. Aus demselben Grunde mußte beim Einbau der Kapillaren in den Untersuchungsraum genauestens auf gleichen Abstand ihres Schnitt-randes vom Untersuchungsobjekt geachtet werden. Der Abstand von diesem betrug 1 mm, der Abstand von einer Kapillare zur anderen 8 mm. Um nun weiterhin dem Dampf- und Wärmeaustausch entsprechende Temperaturdifferenzen zu bekommen, mußten die gefüllten Kapillaren gleiche Wärmekapazität haben. Der Herstellung der Kapillaren entsprechend waren sie aus demselben Material und von gleicher Wandstärke. Ihre Länge wurde durch Nachschleifen genau verglichen. Der geringe Unterschied in der Wärmekapazität des Wassers und der 1 mol Rohrzuckerlösung machte sich nicht störend bemerkbar. Die Kapillarenflüssigkeiten wurden stets mit einer Mikropipette genau auf gleiche Menge abgemessen und aus der Pipette direkt in die Kapillaren gefüllt. Gegeneinander waren die Kapillaren durch ihren Einbau in den Kork gut wärmeisoliert. Die Temperaturmessungen erfolgten mit Hilfe von Konstantan-Kupfer-Thermoelementen aus Drähten von 0,04 mm \varnothing , die punktförmig miteinander verlötet waren. Nach verschiedenen Versuchsanordnungen in dazu angestellten Vorversuchen hatte es sich gezeigt, daß als Vergleichstemperatur (Temperatur des Nullelementes Th_0) am günstigsten die Temperatur des Untersuchungsraumes gewählt wurde. Das Thermoelement Th_0 wurde dementsprechend an der Decke des Versuchsraumes etwa in der Mitte zwischen den beiden Kapillaren angebracht. Seine Ableitungen wurden in zwei Spiralwindungen um das Thermoelement, selbstverständlich isoliert voneinander, herumgeführt, so daß sie immer die Temperatur des Thermoelementes Th_0 hatten. Das war notwendig, damit das Thermoelement selbst unabhängig von Wärmezu- und -ableitung durch die Drähte wurde. Geringe Temperaturdifferenzen zwischen dem oberen Teil der Apparatur, in den die Ableitung des Thermoelementes führte, und dem eigentlichen Untersuchungsraum u wurden auf diese Weise auf dem im Untersuchungsraum liegenden Weg der Thermoelementableitungen ausgeglichen. Das Thermoelement Th_0 selbst wurde davon, wie eine Prüfung ergab, nicht berührt. Die Thermoelemente Th_1 und Th_2 wurden durch die mit Paraffin abgedichtete rückwärtige Öffnung der Kapillaren K_1 und K_2 soweit eingeführt, daß die punktförmigen Lötstellen der Thermoelemente unmittelbar unter den Oberflächen der Kapillarenflüssigkeiten lagen. Die unvermeidliche Wärmeableitung durch die Ableitungsdrähte war durch den geringen Durchmesser der Drähte möglichst klein gehalten worden. Da außerdem die Thermoelemente Th_1 und Th_2 völlig symmetrisch und gleich gebaut waren, konnten Meßfehler in bezug auf das Temperaturverhältnis $t_1 : t_2$ durch Wärmeableitung nicht entstehen, wenn auf Temperaturkonstanz innerhalb der Gesamtapparatur geachtet wurde. Über dem Untersuchungsraum war in den Korkkörper der Apparatur ein größerer Hohlraum r gearbeitet worden. Alle Ableitungen der Thermoelemente wurden aus dem Untersuchungsraum durch den Kork in diesen Hohlraum r geführt. Hier wurden die Konstantandrähte der Elemente Th_1 und Th_2 , die aus sehr homogenem Material bestanden (wie durch Erzeugung örtlicher Temperaturdifferenzen an einer größeren Drahtschleife, die in einen geschlossenen Galvanometerkreis geschaltet war, geprüft wurde), mit der Konstantanableitung des Nullelementes verlötet. Um eine Wärmeüberleitung durch diese metallische Verbindung von einem Thermoelement

zum anderen zu vermeiden, war es wünschenswert, die Ableitungen möglichst lang zu wählen. Andererseits aber war bei dem hohen elektrischen Widerstand der dünnen Konstantandrähte möglichste Kürze der Leitungen zu erstreben, um den elektrischen Widerstand im Galvanometerkreis zugunsten gesteigerter Empfindlichkeit so gering wie möglich zu halten. Empirisch wurde eine Länge der Konstantanleitungen von 6 cm von jedem Thermoelement bis zum Nullelement als günstig ermittelt. Die Konstantanleitungen wurden in genügendem Abstand voneinander in Form einer Spirale in dem Raum r verlegt. Um eine möglichst große Wärmeisolation zu erzielen, wurde dieser ganze Raum schließlich mit Paraffin ausgegossen und die ganze Apparatur mit einer 0,5 cm dicken Korkscheibe bedeckt. Die Kupferableitungen führten gleichfalls durch den Raum r , dann aber seitlich durch den Kork aus der Apparatur hinaus zu dem gleich zu beschreibenden Umschalter, über den die Thermoelemente in den Galvanometerkreis geschaltet wurden. Von der Apparatur bis zum Schalter wurden die Drähte in einem Gummischlauch verlegt, um sie möglichst auch auf diesem Wege vor zu großen Temperatureinflüssen zu schützen. Die Temperaturkonstanz innerhalb der Apparatur konnte durch den Einbau eines weiteren Thermoelementes (Th_4) geprüft werden. An der Verlötlstelle der einzelnen Konstantandrähte im Raum r wurde eine weitere Kupferableitung eingelötet. Bei Temperaturkonstanz innerhalb der Apparatur mußte, wenn die Thermoelemente Th_4 und Th_0 über ihre Kupferableitungen in den Galvanometerkreis geschaltet wurden, dieser stromlos bleiben. Das konnte bei der noch zu erörternden Handhabung der Apparatur auch erreicht werden.

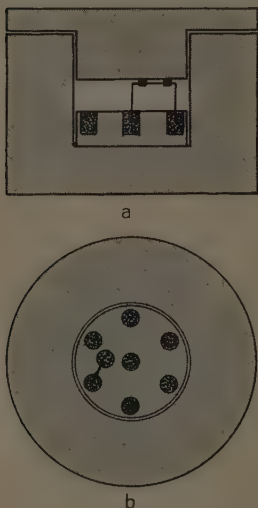


Fig. 5. (Maßstab: 1/3.)

entsprechende Korrektur vornehmen zu können. Diese Korrektur war unter Zugrundelegung der gemessenen Temperaturdifferenz ohne weiteres möglich, weil die Dampfdruckkurve einer Lösung einerseits und des reinen Lösungsmittels andererseits in Abhängigkeit von der Temperatur innerhalb unseres Meßbereiches und der zu erreichenden Meßgenauigkeit hinreichend parallel verlaufen. Die Messung dieser Temperaturdifferenz wurde mit Hilfe eines weiteren Thermoelementes Th_3 , daß gegen Th_0 geschaltet werden konnte, durchgeführt. Das Thermoelement Th_3 wurde so angeordnet, daß es mit seiner Lötstelle und einigen Millimetern seiner Ableitungsdrähte (Fig. 4) dem Objekt anlag. Gegen den Untersuchungsraum hin wurde Th_3 durch Isolation mit Kork und Paraffin gegenüber einem Temperaturgefälle geschützt. Seine Konstantanableitung wurde in den Raum r geführt und dort mit der Konstantanableitung von Th_0 verlötet. Die

Kupferableitung des Elementes Th_3 führte, wie die der übrigen Thermoelemente, zum Umschalter.

Dieser Umschalter mußte eine jeweils thermokraftfreie Verbindung mit dem Galvanometer ermöglichen. Zu dem Zweck baute ich den eigentlichen Schalter in eine runde Holzdose von 6 cm \varnothing und 5 cm Höhe im Lichten und einer Wandstärke von 3 cm. Am Grunde dieser Dose wurde eine 1,5 cm dicke Hartgummischeibe befestigt, die auf ihrer Oberseite in der Mitte einmal und außerdem auf einer Kreislinie im Abstand von 2 cm vom Zentrum viermal 1 cm tief angebohrt wurde. Die Bohrungen wurden mit Quecksilber gefüllt. In das Quecksilber der Zentrumsbohrung tauchte die zum Galvanometer führende Kupferleitung aus sehr homogenem Material, in die Peripheriebohrungen tauchten dagegen die von den Thermoelementen Th_{1-4} kommenden Kupferableitungen. Diese konnten nun durch eine zweckentsprechend am Deckel angebrachte Kupferbrücke durch Drehen des Deckels und darauffolgendes Eintauchen der Brücke in die Hg-gefüllte Zentrumsbohrung und eine der Peripheriebohrungen nacheinander je mit der Galvanometerleitung verbunden werden. Außerdem waren in die Hartgummischeibe noch zwei Bohrungen gemacht worden, die gleichfalls mit Quecksilber gefüllt wurden, in deren eine die Ableitung des Nullelementes Th_0 , und in deren andere die zweite Galvanometerleitung führte. Diese beiden Bohrungen waren durch eine feste Kupferbrücke aus Gründen der Symmetrie zur ersten Galvanometerleitung miteinander verbunden. Der Umschalter arbeitete, wovon ich mich immer wieder überzeugte, einwandfrei. Die zum Galvanometer führenden Zuleitungen waren Kupferdrähte von 0,45 mm \varnothing . Sie wurden durch Bergmannrohr, das geerdet wurde, bis zum Galvanometer geführt und waren so hinreichend vor allen Außeneinflüssen geschützt.

Für die Messungen benutzte ich das Siemens-Supergalvanometer in Verbindung mit der Fernrohrablesevorrichtung von C. Zeiß, Jena. Das Galvanometer ist ein in sich thermokraftfreies Spiegelgalvanometer mit einer Empfindlichkeit von $C_i = 0,06$ bis $5,2 \cdot 10^{-9}$ Amp/mm/m, je nach Schaltung und Stellung des magnetischen Nebenschlusses.

Für die Messungen kam die Apparatur in denselben Thermostaten, in dem auch die Messungen nach der gravimetrischen Methode ausgeführt worden waren. Die Apparatur wurde auf eine ebengeschliffene, paraffinierte Korkplatte von 1 cm Dicke so aufgesetzt; daß dadurch der Untersuchungsraum abgeschlossen wurde. Auf diese Korkplatte unter den Untersuchungsraum wurde jeweils das zu untersuchende Objekt gelegt. Korkplatte und Apparatur wurden mit Hilfe einer Feder gegeneinander gepreßt. Ein auf die Korkplatte um das Objekt gebrachter Ring von Hahnfett sorgte für sichere Abdichtung.

Zunächst wurden nun die beiden Thermoelemente Th_1 und Th_2 auf ihre Empfindlichkeit gegen das Nullelement verglichen. Sie war genau gleich, so daß die Galvanometerausschläge ein unmittelbares Vergleichsmaß für die Temperaturdifferenzen waren. Dann wurde mit Hilfe eines geeichten Thermoelementepaares die Empfindlichkeit von Th_3 gegen das Nullelement bestimmt. Sie betrug $0,002^\circ \text{C/Skalenteil}$ des Galvanometerauschlages. Die Apparatur war in sich, wenn im Thermostaten gearbeitet wurde, vollkommen temperaturkonstant, was mit Hilfe des Thermoelementepaares Th_4 und Th_0 immer wieder nachgeprüft wurde.

Zunächst begann ich mit Modellversuchen. Als Objekt wurde ein Filtrierpapierstreifen von 6 mm Breite und 15 mm Länge benutzt, der mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränkt war. Die ersten Versuche

zeigten ein unsicheres Ergebnis. Ich erkannte aber bald, daß dieses durch nicht ganz waagerechte Lage der Apparatur bedingt war. Es wurde dadurch eine Unsymmetrie der im Untersuchungsraum verlaufenden Konvektionsströme hervorgerufen. In der Folge wurde deshalb streng auf waagerechte Aufstellung der Apparatur geachtet.

In dieser Anordnung wurden Modellversuche mit Filterpapieren vorgenommen, die mit 0,5 mol und 0,25 mol Rohrzuckerlösung getränkt waren. Die Tabellen 6 A—D geben die Messungen in 4 solchen Versuchen wieder.

Vorversuche ließen bei der Handhabung der Apparatur (Öffnen und Schließen des Versuchsraumes durch Abnehmen und Wiederauflegen der Korkplatte im Thermostaten) zu Beginn jedes Versuches eine höhere Temperatur des Untersuchungsraumes gegenüber dem Inneren der Apparatur beobachten, die auf die beim Arbeitsvorgang notwendige Annäherung der Hand zurückzuführen war. Das Temperaturgleichgewicht innerhalb der Apparatur stellte sich aber sehr schnell, wenige Minuten nach Versuchsbeginn, wieder ein, so daß $th_4 = 0$ wurde. Die in den Tabellen 6 A—D wiedergegebenen Modellversuche lassen das gleiche erkennen. Im weiteren zeitlichen Ablauf dieser Versuche trat dann aber, wie aus der Tabelle 6 ersichtlich, bald eine Abkühlung des Untersuchungsraumes gegenüber der übrigen Apparatur ein. Erst nach 2—3 Stunden wurde th_4 wieder 0. Führen wir die Unterkühlung des Untersuchungsraumes auf den Wärmeverbrauch zurück, der bis zur Dampfsättigung des Raumes durch den Verdunstungsprozeß bedingt ist, so können wir andererseits schließen, daß der niedrige Untersuchungsraum nach etwa drei Stunden dem Dampfdruck des Untersuchungsobjektes entsprechend dampfgesättigt ist. Dieser Schluß kann auch aus einer entsprechenden Auswertung der Messungen von th_1 und th_2 gezogen werden. Auch ergibt sich daraus, daß sich nach dieser Zeit das Gesamtgleichgewicht eingestellt hat. Alle Messungen können also erst drei Stunden nach Versuchsbeginn ausgeführt werden. Aus:

$$\frac{|t_1|}{|t_1| + |t_2|} \cdot 1 \text{ mol RZLsg} = c$$

errechnete sich die Konzentration der Untersuchungslösung, falls sie die Raumtemperatur hatte. War $t_3 \neq 0$, so ermöglichte ihre Größe die notwendige Korrektur. Aus der Tabelle 6 A geht hervor, daß bei Temperaturgleichheit von Objekt und

„Untersuchungsraum $\frac{|t_1|}{|t_2|} = \frac{1}{1}$ ist. Das heißt aber, die mögliche Apparaturkonstante ist $= 1$. Dann aber stellt $-t_3 \cdot s$ wegen der oben dargestellten Beziehungen die Korrekturgröße dar. Aus dem Dampfdruck

Tabelle 6. Modellversuche zur energetischen Methode.

Zeit in Min. nach Ver- suchsbeginn	th ₁	th ₂	th ₃	th ₄	— th ₃ · s' in Atm.	errechnete Lsgs.-Konz. in mol Rohrzucker	
	in Skalenteilen des Galvanometerausschlages					vor der Korrektur	nach der Korrektur
A. Protokoll Nr. D 212.							
Objekt: mit 0,5 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier.							
3	—	—	—	—27	—	—	—
5	—	—	—	—49	—	—	—
10	—	—	—	+ 3,4	—	—	—
30	—48	—43	—53	+34	—	—	—
60	—26,4	— 8,9	—12,3	+18,1	—	—	—
120	—14,8	+10,2	— 2,4	+ 4,2	—	—	—
180	—13,6	+13,2	0,0	+ 0,2	—	0,506	—
B. Protokoll Nr. D 216.							
Objekt: mit 0,5 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier.							
5	—	—	—	—63	—	—	—
10	—	—	—	+ 8,1	—	—	—
30	—	—	—	+46,1	—	—	—
60	—	—	—	+39	—	—	—
120	—16,4	+ 7,5	—14,8	+ 2,4	2,52	0,686	0,781
150	—12,4	+14,8	— 5,7	+ 0,2	0,97	0,46	0,496
180	—12,6	+14,4	— 4,4	+ 0,4	0,75	0,467	0,495
210	—12,6	+14,0	— 3,2	0,0	0,54	0,474	0,495
C. Protokoll Nr. D 221.							
Objekt: mit 0,25 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier.							
30	—64,1	—58,3	—72	+47	—	—	—
60	—32,4	—12,9	—41,4	+38,2	—	—	—
180	— 5,4	+16,1	— 1,3	+ 0,7	0,22	0,251	0,259
210	— 5,2	+16,8	— 1,8	+ 0,4	0,31	0,236	0,248
D. Protokoll Nr. D 222.							
Objekt: mit 0,25 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier.							
180	— 4,9	+16,7	— 4,2	+ 0,3	0,714	0,227	0,254

th₁ = Galvanometerausschlag als Maß der Temperaturdifferenz zwischen Nullelement und Kapillare 1 (Th₀—Th₁)

th₂ = Galvanometerausschlag als Maß der Temperaturdifferenz zwischen Nullelement und Kapillare 2 (Th₀—Th₂)

th₃ = Galvanometerausschlag als Maß der Temperaturdifferenz zwischen Nullelement und Objekt (Th₀—Th₃)

th₄ = Galvanometerausschlag als Maß der Temperaturdifferenz zwischen Nullelement und oberem Raum der Apparatur (Th₀—Th₄)

des Lösungsmittels in Abhängigkeit von der Temperatur und der relativen Dampfdruckerniedrigung der Rohrzuckerlösung in Abhängigkeit vom osmotischen Druck errechnete sich, wenn t₃ in 1 · 10⁻³ Celsius-

graden gemessen wurde, s zu 0,083 Atm. Empirisch wurde s zwischen 0,071 und 0,096 Atm. gefunden. Wurde t_3 nicht in Celsiusgraden, sondern in dem Maß des Galvanometerausschlages (th_3) ausgedrückt, so war entsprechend für $s' = 0,17$ Atm. zu setzen. Zu dieser in osmotischem Druck errechneten Korrektur wurden der Tabelle von Morse (Landoldt-Börnstein) die zugehörigen Rohrzuckerkonzentrationen durch Interpolation entnommen.

Aus 10 Versuchen der vorstehend beschriebenen Art wurde der mittlere Fehler zu 0,088 mol Rohrzuckerlösung bestimmt.

Der günstige Ausfall dieser Modellversuche ließ mir die Methode als zuverlässig erscheinen. Ich begann nunmehr, sie zur Messung an lebenden Geweben anzuwenden.

Als Objekt dienten *Tradescantia*-Blätter und Gewebestücke aus dem Parenchym der Rübe von *Beta vulgaris*. Die Objekte kamen vor Versuchsbeginn für mindestens eine Stunde zum Temperieren in den Thermostaten. Von den Blättern wurden rechteckige Ausschnitte in der Größe 15×20 mm für den Versuch benutzt, von dem Parenchym der Rübe entsprechende Rechtecke von etwa 2 mm Dicke.

In den Tabellen 7 A—F sind die Meßergebnisse von 6 Versuchen dieser Art zusammengestellt.

Im Anschluß an diese Messungen wurden weitere Modellversuche angestellt, deren Meßergebnisse in den Tabellen 8 A und B zusammengestellt sind. In diesen Versuchen wurde wieder Filtrierpapier als Versuchsobjekt benutzt, das mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränkt war. In dem in Tabelle 8 A dargestellten Versuch wurde jedoch 0,02 mm dickes Cellophan (von der Fa. Kalle u. Co., Wiesbaden), das nach Schweitzer (1933) für Wasserdampf durchlässig ist, so zwischen Objekt und Untersuchungsraum gelegt, daß es nicht benetzt werden konnte. In dem in der Tabelle 8 B dargestellten Versuch wurde das Filtrierpapier mit Stanniol symmetrisch abgedeckt, so daß es nur noch die Hälfte seiner ursprünglichen Verdunstungsfläche gegenüber dem Untersuchungsraum hatte.

Bald nach den ersten Messungen an lebenden Geweben hegte ich wegen der Höhe des osmotischen Druckes der isosmotischen Lösungen Zweifel, ob die Methode brauchbare Werte ergäbe. Über die an dem Rübenparenchym vorgenommenen Messungen ließ sich vorläufig nichts weiter aussagen. Die an den mit der Blattunterseite der Apparatur zugekehrten *Tradescantia*-Blättern gemessenen Werte schienen mir unbedingt zu hoch zu sein, da die Pflanzen, denen die Blätter für die

Tabelle 7. Messungen an lebenden Geweben
mit der energetischen Methode.

Zeit in Min. nach Ver- suchsbeginn	th ₁	th ₂	th ₃	th ₄	— th ₃ · s' in Atm.	errechnete Lsgs.-Konz. in mol Rohrzucker	
	in Skalenteilen des Galvanometerauschlages					vor der Korrektur	nach der Korrektur
A. Protokoll Nr. D 243.							
Objekt: <i>Tradescantia</i> -Blatt mit der Blattunterseite dem Untersuchungsraum zugekehrt.							
120	—21,4	+ 1,6	+ 6,5	+ 0,4	—	—	—
180	—14,2	+ 6,5	+ 7,8	+ 0,3	—1,326	0,687	0,637
210	—14,3	+ 6,2	+ 10,9	+ 0,2	—1,853	0,698	0,628
B. Protokoll Nr. D 244.							
Objekt: <i>Tradescantia</i> -Blatt mit der Blattunterseite dem Untersuchungsraum zugekehrt.							
120	—23,1	+ 2,3	+ 3,5	+ 0,2	—	—	—
195	—13,8	+ 8,3	+ 5,2	0,0	—0,884	0,624	0,594
230	—13,6	+ 7,6	+ 7,1	+ 0,1	—1,207	0,631	0,586
C. Protokoll Nr. D 245.							
Objekt: <i>Tradescantia</i> -Blatt mit der Blattoberseite dem Untersuchungsraum zugekehrt.							
135	—38,4	+ 0,8	— 0,2	+ 0,6	—	—	—
180	—16,8	+ 3,8	+ 3,4	+ 0,4	—0,578	0,814	0,792
225	—16,4	+ 3,6	+ 4,1	+ 0,3	—0,697	0,822	0,796
D. Protokoll Nr. D 246.							
Objekt: <i>Tradescantia</i> -Blatt mit der Blattunterseite dem Untersuchungsraum zugekehrt. Epidermis abgezogen.							
205	—10,9	+ 12,0	+ 6,3	+ 0,5	—1,071	0,476	0,436
E. Protokoll Nr. D 251.							
Objekt: Parenchym der Rübe von <i>Beta vulgaris</i> .							
180	— 9,8	+ 11,7	— 3,9	+ 0,3	+ 0,663	0,456	0,481
220	— 9,7	+ 11,5	— 2,8	+ 0,2	+ 0,476	0,451	0,469
F. Protokoll Nr. D 252.							
Objekt: Parenchym der Rübe von <i>Beta vulgaris</i> .							
120	—31,4	— 7,8	— 6,2	+ 1,4	—	—	—
185	—10,1	+ 11,0	+ 1,8	+ 0,4	+ 0,306	0,479	0,467
215	— 9,9	+ 12,3	— 1,3	0,0	—0,221	0,447	0,455

Versuche entnommen waren, gut feucht gehalten wurden. Eine noch höhere Saugkraft wurde gefunden, wenn die Blattoberseite während des Versuches dem Untersuchungsraum zugekehrt war. (Tabelle 7 C.) In dem in Tabelle 7 D dargestellten Versuch war die Epidermis der Blattunterseite abgezogen worden, so daß das Parenchym frei lag. Das Meßergebnis zeigte die niedrigste der an den *Tradescantia*-Blättern gemessenen Saugkräfte.

Tabelle 8. Weitere Modellversuche mit der energetischen Methode.

Zeit in Min. nach Versuchsbeginn	th_1	th_2	th_3	th_4	$-th_3 \cdot s'$ in Atm.	errechnete Lsgs.-Konz. in mol. Rohrzucker	
	in Skalenteilen des Galvanometerausschlages					vor der Korrektur	nach der Korrektur
A. Protokoll Nr. D 260.							
Objekt: mit 0,5 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier bei eingeschaltetem Diffusionswiderstand.							
180	—15,2	+4,0	—2,1	+0,1	+0,357	0,791	0,804
220	—14,8	+4,3	—1,8	0,0	+0,306	0,774	0,786
B. Protokoll Nr. D 261.							
Objekt: mit 0,5 mol RZLsg. getränktes Filtrierpapier, Verdunstungsfläche zur Hälfte mit Stanniol abgedeckt.							
205	—16,1	+2,1	—3,5	+0,3	+0,595	0,886	0,908

Schon bei der Besprechung der Messungen mit der Kapillarenmethode habe ich darauf hingewiesen, daß diese Art der Messungen nur dann zu einwandfreien Ergebnissen führen kann, wenn, wie in den dort angestellten Modellversuchen, den dunstenden Kapillarenoberflächen eine verhältnismäßig große, freie, d. h., für die Dampfdiffusion widerstandsfreie Oberfläche des zu untersuchenden Objektes gegenübersteht. Auch der Ausfall, der in der Tabelle 7 A — D wiedergegebenen Versuche weist erneut darauf hin. Wir dürfen eben nicht übersehen, daß sich im Versuchsraum in allen diesen Versuchen kein statisches, sondern ein dynamisches Gleichgewicht einstellt, das vornehmlich von dem Sättigungsdruck des zu untersuchenden Objektes bestimmt werden muß. Diesem gegenüber müssen die Dampfaustauschgeschwindigkeiten der jeweils benutzten Vergleichslösungen so gering sein, daß ihr Einfluß auf die Sättigung des Dampfraumes vernachlässigt werden kann. Diese Forderung war sowohl in den Modellversuchen der Kapillarenmethode als auch der energetischen Methode infolge des günstigen widerstandsfreien Oberflächenverhältnisses von Objekt und Vergleichslösungen erfüllt. Bei den an den *Tradescantia*-Blättern vorgenommenen Messungen wurde jedoch durch den hohen Dampfdiffusionswiderstand des Epidermisgewebes und wohl auch des Interzellularsystems innerhalb des Parenchyms dieses günstige Verhältnis zerstört. Infolgedessen blieb der Dampfraum dem Sättigungsdruck des Objektes gegenüber immer unter-sättigt, so daß sich aus den so angestellten Messungen immer zu hohe

••Saugkräfte ergeben mußten. Um die Richtigkeit dieser Überlegungen zu erweisen, wurden die in den Tabellen 8 A und B mitgeteilten ergänzenden Modellversuche angestellt. Es wurden in diesen Versuchen

durch Einschalten eines Dampfdiffusionswiderstandes einerseits und durch Verkleinerung der dunstenden Oberfläche des Objektes andererseits die bei den Messungen an pflanzlichen Geweben bestehenden Verhältnisse modellmäßig nachgeahmt. Die in der Tabelle 8 A und B mitgeteilten Meßergebnisse beweisen die Richtigkeit der erörterten Überlegungen. Es sei darum an dieser Stelle nochmals betont, daß infolge der genannten Umstände die mit der Kapillarenmethode an pflanzlichen Geweben vorgenommenen Dampfdruckmessungen ganz allgemein zu niedrige Dampfdrucke, bzw. zu hohe Saugkräfte ergeben. Da nun aber diese zu hohen Saugkräfte durch den Dampf-Diffusionswiderstand des Gewebesystems bedingt sind, so stellt die Differenz der auf diese Weise gemessenen Dampfdruckerniedrigung und der wahren Dampfdruckerniedrigung des Objektes, wenn wir diese bestimmen könnten, ein relatives Maß des relativen Transpirationswiderstandes dar, wenn wir diese Methode speziell auf das Blatt anwenden. Das ist vornehmlich der Grund, warum die vorstehende Methode hier so eingehend geschildert worden ist. Sie soll in einer späteren Arbeit gemeinsam mit der nun zu beschreibenden Methode, die eine einwandfreie Messung der Dampfdruckerniedrigung an pflanzlichen lebenden Geweben ermöglicht, zu solchen vergleichenden relativen Transpirations- und Diffusionswiderstandsbestimmungen angewendet werden.

7. Die „Massenaustauschmethode“ zur Messung des Dampfdruckes und der relativen Dampfdruckerniedrigung lebender pflanzlicher Gewebe.

Das Wesen dieser Methode besteht in der Beobachtung der Wasserdampfaufnahme oder -abgabe des zu untersuchenden Objektes in einer Atmosphäre bekannten Dampfdruckes. Deshalb habe ich diese Methode im Gegensatz zu der vorher beschriebenen „energetischen Methode“, die „Massenaustauschmethode“ genannt. Mit der Massenaustauschmethode wird zunächst der absolute Dampfdruck des zu untersuchenden Objektes durch Kompensation bestimmt. Dazu ist zweierlei notwendig, erstens die Herstellung einer Atmosphäre genau bekannten Wasserdampfdruckes und zweitens die Möglichkeit zur Beobachtung geringer Gewichtsänderungen des Objektes in dieser Atmosphäre.

Die Herstellung eines dampfgesättigten Raumes begegnet, wie wir nun schon wiederholt gesehen haben, infolge der geringen Diffusionsgeschwindigkeiten besonderen Schwierigkeiten. Da bis zur Dampfsättigung eines größeren Raumes bei Atmosphärendruck Wochen und Monate erforderlich sind (s. auch: Urquhart a. Williams, 1924),

so mußte diese Dampfsättigung auf eine besondere Weise erzielt werden. In meiner Versuchsanordnung wurde der Untersuchungsraum jeweils mit Luft bekannten Partialdampfdruckes durchspült.

Die Fig. 6 zeigt die angewandte Apparatur im schematischen Längsschnitt¹⁾. Alle Maße sind der Zeichnung zu entnehmen. A ist der im Querschnitt runde Untersuchungsraum, der sich an dem Schliff P öffnen läßt. Dieser Raum wird von E aus mit dampfgesättigter Luft durchspült. D und E sind Glashähne zum Verschuß der Apparatur nach genügender Durchspülung. Die Herstellung des gewünschten Partial-Wasserdampfdruckes in der die Apparatur durchspülenden Luft wurde dadurch bewirkt, daß der Luftstrom in Form kleiner Bläschen durch eine Wassersäule geführt wurde, deren Temperatur allein bestimmend für den Dampfdruck war und beliebig verändert werden konnte. Hieraus ergab sich aber eine zu

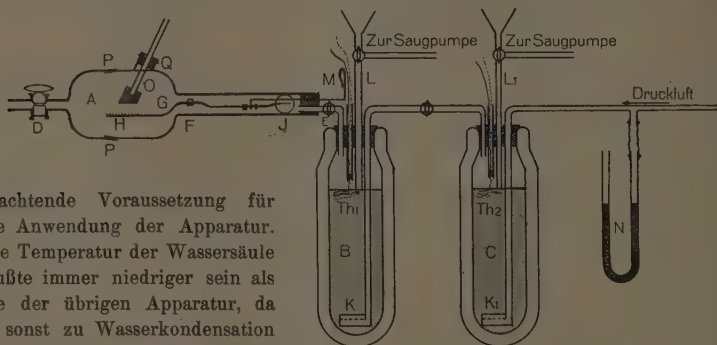


Fig. 6. (Maßstab: 4/25.)

beachtende Voraussetzung für die Anwendung der Apparatur. Die Temperatur der Wassersäule mußte immer niedriger sein als die der übrigen Apparatur, da es sonst zu Wasserkondensation kam, die den Versuchsverlauf unkontrollierbar stören mußte.

Experimentell bot die Dampfsättigung des Luftstromes zunächst noch große Schwierigkeiten. Als Behälter für das Wasser diente die Thermosflasche B (Fig. 6). Auf ihren Grund führte das Luftzuleitungsrohr mit dem zur Blasenbildung und -verteilung dienenden daran rechtwinklig angeordneten Schott-Glasfilter (Nr. 33c G 1). Die Temperaturänderung des Wassers erfolgte durch Mischung mit kaltem oder warmem Wasser, das durch das Trichterrohr L eingeführt werden konnte. Für gleichmäßige Durchmischung sorgte der Luftstrom. Durch Absaugen gleichfalls durch das Trichterrohr L wurde die über dem Filter befindliche Wassersäule auf konstanter Höhe von 12 cm gehalten. Die Temperaturmessung, über die weiter unten Genaueres mitgeteilt wird, erfolgte mit Hilfe des Thermoelementes Th_1 . Eine Wasserstrahl Druckpumpe erzeugte den für die Durchströmung notwendigen Luftstrom höheren Druckes, der durch das angeschaltete Manometer kontrolliert wurde.

In den ersten Versuchen zeigte sich nun, daß es unmöglich war, in dieser Anordnung die Temperatur des Wassers innerhalb der notwendigen Grenzen während der Durchströmung konstant zu halten. Der untertemperierte Luftstrom sowohl als auch die dem Wasser zur Verdunstung entzogene Wärme bedingten Temperatur-

1) Herrn Prof. Dr. Bennewitz, Vorstand der physikalisch-chemischen Abteilung des Chemischen Institutes der Universität Jena, danke ich für eine freundliche Beratung, aus der mir reiche Anregung beim Bau der hier beschriebenen Apparatur wurde.

änderungen. Nach verschiedenen anderen Anordnungen (Temperierung des Luftstromes in einem Wasserbad) wurde eine weitere Thermosflasche (C), die genau wie B eingerichtet war, vor die Thermosflasche B geschaltet. Die Wasserfüllungen von B und C wurden möglichst temperaturgleich gehalten. Die Vergleichsmessung erfolgte mit den Thermoelementen Th_1 und Th_2 . Diese Anordnung bewirkte einerseits eine Temperierung des Luftstromes und andererseits eine vorläufige annähernde Dampfsättigung desselben vor dem Durchgang durch die Wassersäule in B. Hier erfolgte dann nur noch die endgültige Sättigung, zu der so wenig Wärme verbraucht wurde, daß sich dieser Wärmeverbrauch infolge der Wärmekapazität der in der Thermosflasche befindlichen großen Wassermenge innerhalb der Temperaturmeßempfindlichkeit der Apparatur nicht bemerkbar machte.

Es muß hier nun noch näher auf die Temperaturmessungen eingegangen werden. Die benutzten Thermoelemente habe ich alle selbst aus Konstantan- und Kupferdrähten von 0,20 mm \varnothing hergestellt, wobei auf größtmögliche Homogenität des Materials geachtet wurde. Bei Th_1 und Th_2 waren die Kupfer- und Konstantandrähte punktförmig miteinander verlötet. Ihre Ableitungen waren, um eventuelle Wärmeableitungen zu vermeiden, auf etwa 12 cm Länge zu einer flachen Spirale aufgerollt, die etwa $\frac{1}{2}$ cm unter der Wasseroberfläche parallel zu dieser lagen. Die Drähte und Lötstellen wurden mit Schellack isoliert. Zum Vergleich der Wassertemperaturen in B und C wurden Th_1 und Th_2 hintereinander in den Galvanometerkreis geschaltet. Als Galvanometer diente das Schleifengalvanometer der Fa. C. Zeiss, das bei stehender Bandschleife eine Empfindlichkeit von $7,5 \times 10^{-9}$ Amp./Skalenteil des Meßokulares hatte. Bei dieser hohen Empfindlichkeit war der Meßbereich natürlich verhältnismäßig klein. Deshalb wurden die Thermoströme mit Hilfe des thermokraftfreien Dieselhörstkompensators¹⁾ kompensiert.

Diese Anordnung war zum Temperaturvergleich unmittelbar verwendungsfähig. Zur Bestimmung des Sättigungsdruckes des Wassers war jedoch die genaue Kenntnis der absoluten Temperatur desselben notwendig. Deshalb mußte Th_1 gegen ein Nullelement geschaltet werden, das auf konstanter, genau bekannter Temperatur gehalten werden konnte. Ich versuchte zunächst von der Schmelztemperatur des Eises und später des Eisessigs auszugehen. Experimentell aber konnte ich auf diese Weise die erforderliche Genauigkeit nicht erzielen. Nach vielen vergeblichen Versuchen brachte ich das Thermoelement Th_0 , das wie Th_1 und Th_2 konstruiert war, nur daß es mit seinen Ableitungen in einer Spirale um den Thermometerbulbus gewickelt wurde, in eine mit Paraff. liqu. gefüllte Thermosflasche. Diese stand in einem großen Wasserbad, dessen Temperatur mit Hilfe eines Tauchsieders, eines elektrischen Rührwerkes und einer Kontaktthermometer-Relaischaltvorrichtung auf $\pm 0,05^\circ \text{C}$ konstant gehalten wurde. Die Temperatur des Paraffinöls wurde mit einem Thermometer gemessen. Das benutzte Thermometer war in $0,01^\circ \text{C}$ unterteilt und über den Bereich von 18° — 22°C auf $0,01^\circ \text{C}$ von der Physikalisch-Technischen Reichsanstalt geeicht worden, so daß mit Hilfe einer 20fach vergrößernden Fernrohrlupe $0,001^\circ \text{C}$ bequem abgelesen werden konnten. Dieses so kontrollierte Nullelement Th_0 diente für alle mit dieser Apparatur ausgeführten Temperaturmessungen als Bezugselement.

Die Bestimmung des Dampfdruckes des Wassers erfolgte nach der Tabelle der Sättigungsdrucke des Wasserdampfes in Landolt-Börnstein (1923, 5. Auflage, S. 1316 ff.).

1) Den Dieselhörstkompensator lieb mir freundlicherweise Herr Prof. R. W. Pohl, Vorstand des Phys. Inst. I der Universität Göttingen, dem ich hierfür meinen verbindlichsten Dank sage.

Da nun aber der Dampfdruck nicht allein von der Temperatur des Wassers, sondern auch von der Form seiner Oberfläche abhängig ist, so war diese Abhängigkeit noch zu berücksichtigen. Als Oberfläche des Wassers gegenüber dem Luftstrom müssen in dem vorliegenden Fall die konkaven Oberflächen des Wassers um die Luftbläschen gelten. Die konkave Oberfläche bewirkt eine Dampfdruckerniedrigung:

$$\frac{\Delta p}{p} = - \frac{2\delta M}{r\rho RT},$$

wenn δ die Oberflächenspannung des Wassers, ρ das spez. Gewicht des Wassers, r den Krümmungsradius der Oberfläche bedeuten.

Die Luftblasen hatten bei einem Überdruck von 30 mm Hg des eintretenden Luftstromes und einer Höhe der Wassersäule von 12 cm einen mittleren Durchmesser von etwa 0,5 mm, der wiederholt gemessen wurde. Eine Versuchstemperatur von 20° C angenommen, errechnet sich aus obiger Gleichung eine Dampfdruckerniedrigung von $4,32 \cdot 10^{-6}$ mm Hg. Diese Dampfdruckerniedrigung infolge der Oberflächenspannung ist so gering, daß sie weit außerhalb jeder auch nur theoretisch zu erwartenden Messgenauigkeit liegt. Sie konnte mithin vernachlässigt werden.

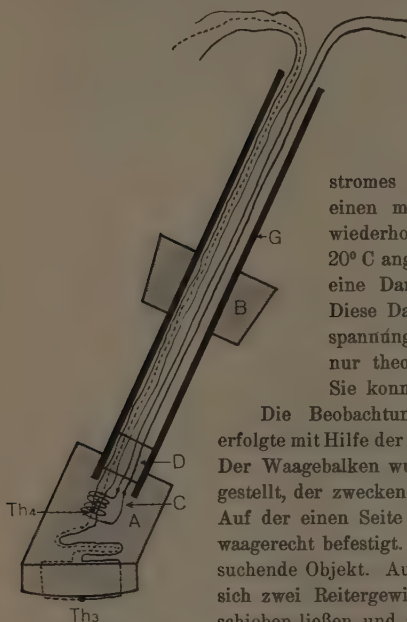


Fig. 7. (Maßstab: 1/1.)

Die Beobachtung des Wasserdampfaustausches des Objektes erfolgte mit Hilfe der in den Untersuchungsraum eingebauten Waage G. Der Waagebalken wurde aus einem 0,4 mm dicken Glasstab hergestellt, der zweckentsprechend, wie es Fig. 6 zeigt, gebogen wurde. Auf der einen Seite dieses Waagebalkens wurde ein Kupfersieb H waagrecht befestigt. Es diente als Auflagefläche für das zu untersuchende Objekt. Auf der anderen Seite des Waagebalkens befanden sich zwei Reitergewichte, die sich mit Hilfe des Schiebers M verschieben ließen und zur Kompensation des Objektgewichtes dienten. An dieser Seite des Waagebalkens war derselbe an seinem Ende haardünn ausgezogen worden. Gewichtsänderungen des Objektes nach dem Ausgleich durch die Reitergewichte wurden durch Beobachtung des Ausschlages dieses fadenförmig ausgezogenen Waagebalkens mit einem

Horizontalmikroskop (Vergr. 56mal) gemessen. Der Waagebalken wurde auf zwei Stahlschneiden in der Glasrinne F möglichst reibungsfrei gelagert. Die Empfindlichkeit dieser Waage war veränderlich, da der das Objekt tragende Balken keine konstante Länge hatte. Bei einer Belastung von 0,5 g etwa in der Mitte des Objektträgers wurde die Empfindlichkeit zu $1,13 \cdot 10^{-6}$ g/Skalenteil des Okularmikrometers bestimmt. Da nur Gewichtsänderungen beobachtet werden sollten, genügte diese Waage trotz der Inkonzanz des einen Waagebalkens bei ihrer hohen Empfindlichkeit den zu stellenden Anforderungen.

Die bisher beschriebene Apparatur ermöglichte nun die Messung des Dampfdruckes eines zu untersuchenden Objektes durch Kompensation. Zur Bestimmung der Saugkraft eines Gewebes oder des osmotischen Druckes einer Lösung über den Dampfdruck wird aber die Kenntnis der relativen Dampfdruckerniedrigung gefordert. Zu deren Bestimmung war weiterhin eine sehr genaue Kenntnis der Temperatur des Objektes erforderlich.

Dieser Temperaturmessung, die mit äußerster Sorgfalt durchgeführt werden mußte, diente der Apparateteil O, der in Fig. 7 im einzelnen dargestellt ist. Das

Glasrohr G (5,5 mm \varnothing) wurde durch den Gummistopfen B in den Stutzen Q der Apparatur (Fig. 6) und damit in den Untersuchungsraum A eingeführt. Dieses Glasrohr trägt den paraffinierten massiven Korkkörper der Temperaturmeßvorrichtung. Die Längsschnittmaße dieses Korkkörpers sind der Fig. 7 zu entnehmen. Im Querschnitt ist er ein Rechteck von 10×5 mm Seitenlänge.

Die eigentliche Temperaturmessung erfolgte mit Hilfe des Thermoelementes Th_3 . Um diese Temperaturmessung aber möglichst exakt durchführen zu können, mußten Fehlerquellen möglichst ausgeschaltet werden. Die Temperaturmessung wurde immer unmittelbar nach der Dampfdruckmessung des zu untersuchenden Objektes durchgeführt. Zu diesem Zweck wurde das Glasrohr G (Fig. 7) durch den Stopfen B so tief in die Apparatur hineingeschoben, bis das Thermoelement Th_3 dem zu messenden auf der Waage befindlichen Objekt anlag. Die an das Ende des entgegengesetzten Waagebalkens verschobenen Reitergewichte bewirkten ein genügend festes Anliegen des Objektes an das Thermoelement Th_3 . Dieses wurde durch die Verlötlung der hart gegeneinanderstoßenden 0,02 mm dicken Kupferkonstantandrähte gebildet. Die Lötstelle muß eine Temperatur annehmen, die das Mittel der dem Objekt anliegenden und der abgewandten Seite ist. Um dieses jeweils bestehende Temperaturgefälle gering zu machen, mußte die Lötstelle möglichst dünn gemacht werden. Das wurde durch vorsichtiges Aushämmern der Lötstelle und der ableitenden Drähte zu einer Fläche von nur 0,01 mm Dicke erreicht. Auf diese Weise erhielt das Thermoelement auch gleichzeitig eine verhältnismäßig große Anliegefläche, die den Wärme- und Temperatenausgleich zwischen Objekt und Thermoelement wesentlich begünstigte. Ein Einfluß der umgebenden Temperatur wurde weitgehend durch das direkte Anliegen des Thermoelementes an den isolierenden Korkkörper ausgeschaltet. Wie die Fig. 7 erkennen läßt, war die große Fläche dieses Körpers, dem das Thermoelement anlag, leicht abgerundet, um eine sichere Berührung der eigentlichen Lötstelle mit dem Objekt zu gewährleisten. Die Ableitungen des Thermoelementes Th_3 führten nach einigen Windungen in dem Korkkörper durch das Glasrohr zum Nullelement bzw. zum Umschalter des Galvanometerkreises. Da die Konstantan- und Kupferdrähte gute Wärmeleiter sind, so konnte ein für unsere empfindlichen Messungen bedeutender Fehler infolge Wärmezu- oder -ableitung über diese Drähte hervorgerufen werden. Diese Fehlerquelle habe ich schließlich auf folgende Weise ausgeschlossen: Kurz bevor die ableitenden Drähte in das Glasrohr G geführt wurden, habe ich an den Konstantandraht noch einen Kupferdraht angelötet, so daß hier ein weiteres Thermoelement (Th_4) gebildet wurde. Die Länge des Konstantandrahtes von Th_3 — Th_4 betrug etwa 4 cm. Bei D wurde die Glasröhre mit Paraffin zugegossen. In den oberen Teil des Rohres kamen einige Tropfen Wasser. (Die durch das Rohr laufenden Drähte waren selbstverständlich mit Schellack elektrisch gegeneinander isoliert.) Das Rohr wurde oben offen gelassen, so daß das Wasser langsam verdunsten konnte. Infolge der Verdunstungskälte des Wassers und der Wärmeleitung der Drähte wurde so die Temperatur von Th_4 immer niedriger als die von Th_3 gehalten. Um Th_4 war nun weiter eine 10fache Wicklung aus 0,02 mm dickem Kupferdraht geführt. Sie diente als Heizwicklung und wurde über einen großen, empirisch als günstig gefundenen Flüssigkeitswiderstand und einen Druckknopfschalter aus einer Akkumulatorenbatterie gespeist. Die Temperaturmessung wurde nun so durchgeführt, daß Th_3 und Th_4 hintereinander in den Galvanometerkreis geschaltet wurden. Th_3 wurde dem zu messenden Objekt angelegt. Th_4 hatte zunächst eine niedrigere Temperatur als Th_3 und wurde solange mit Hilfe der elektrischen Heizung geheizt, bis der

Galvanometerkreis stromlos wurde, Th_3 und Th_4 also dieselbe Temperatur hatten. Jetzt war infolgedessen weder eine Wärmez- noch -ableitung möglich. Dann wurde sofort Th_3 hinter Th_0 geschaltet und damit die eigentliche Temperaturmessung durchgeführt.

Die Umschaltung der einzelnen Thermoelemente in den Galvanometerkreis erfolgte thermokraftfrei mittels Vakuum-Quecksilber-Wippen, die zum Zwecke der Konstanz ihrer Temperaturen alle in einem gemeinsamen Petroleumbad hingen. Alle Konstantanableitungen der Thermoelemente Th_{1-3} wurden in der Lötstelle des Null-elementes miteinander verlötet. Die Kupferableitungen von Th_{1-4} führten zu den Umschaltern. Von diesen führte eine gemeinsame Zuleitung zu dem Galvanometer. Die Kupferableitung des Elementes Th_0 führte über eine Vakuum-Quecksilber-Bücke, die gleichfalls in dem gemeinsamen Petroleumbad untergebracht war, zum Galvanometer. Fig. 8 zeigt die schematische Darstellung der Schaltung.

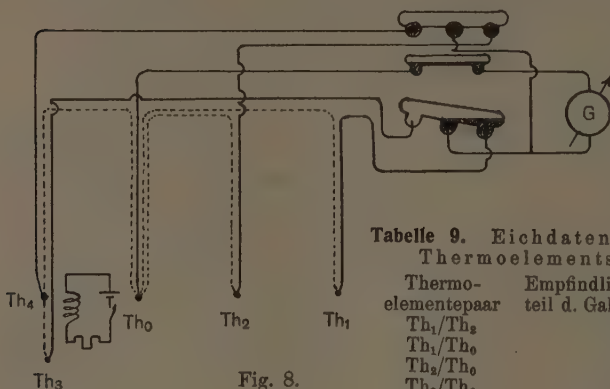


Fig. 8.

Tabelle 9. Eichdaten der benutzten Thermoelementschaltungen.

Thermo- elementpaar	Empfindlichkeit in C°/Skalen- teil d. Galvanometerausschlages
Th_1/Th_3	0,002(3)
Th_1/Th_0	0,002(28)
Th_2/Th_0	0,002(31)
Th_3/Th_0	0,002(67)
Th_4/Th_3	wurde nicht bestimmt.

Bevor ich nun die mit der vorstehend beschriebenen Apparatur unternommenen Untersuchungen darstelle, muß ich erst noch einiges in bezug auf ihre praktische Handhabung vorausschicken. Es war vorauszusehen, daß die ganze Meßeinrichtung außerordentlich empfindlich gegen alle Temperatureinflüsse sein würde. Deshalb wurde die Apparatur in der im Keller des Jenaer Botanischen Institutes gelegenen Dunkelkammer aufgestellt. Leider war diese Dunkelkammer insofern für unsere Versuche nicht ideal, als die Rohre der Institutsheizung, aus dem nebenanliegenden Heizungsraum kommend, durch sie führen. In den Wintermonaten, während die Heizung in Betrieb war, wurde deshalb nur nachts gearbeitet, weil dann die Temperatur in der Dunkelkammer hinreichend konstant gehalten werden konnte, während am Tage jeweils nach dem Kohlenaufschütten ein Temperaturanstieg in diesem Raum nicht zu vermeiden war. In den Sommermonaten war die Temperatur immer sehr gut konstant. Die Aufstellung der Apparatur in diesem Raum allein genügte aber nicht, alle von außen auf sie einwirkenden Temperatureinflüsse hinreichend auszuschließen. Deshalb wurde sie im ganzen mit einer mehrfachen Watteschicht isoliert. Es wurde immer im Dunkeln gearbeitet, nur die Ablesevorrichtung des Galvanometers wurde beleuchtet. Gegen dieses Licht war die Apparatur mit Hilfe einer Pappwand abgeschirmt. Für die Beobachtung der Waage mit dem Mikroskop war eine besondere Beleuchtungsvorrichtung mit einer kleinen Taschenlampenbirne geschaffen, die den Zeiger des Waagebalkens begrenzt und nur während des Augen-

blickes der Messung beleuchtete. Außerdem wurde jede Annäherung an die Apparatur, besonders während der Temperaturmessungen, sorgfältigst vermieden. Die Beleuchtung für die Galvanometerablesevorrichtung wurde jeweils mindestens 1 Stunde vor Versuchsbeginn eingeschaltet, um konstante Verhältnisse in der Dunkelkammer zu schaffen. Bei Beachtung all dieser Vorsichtsmaßregeln waren die gemessenen Thermoströme jeweils konstant und die Versuchsverläufe eindeutig, was sich in den nun zu beschreibenden Versuchen zeigen wird.

Zunächst wurden wieder Modellversuche angestellt. Filtrierpapierscheiben von 3 cm Durchmesser wurden mit Rohrzuckerlösungen bekannter Konzentration getränkt und auf den Waageteller in die Apparatur gebracht, um den osmotischen Druck der Versuchslösung bzw. deren Konzentration zu bestimmen. Der besseren Übersicht wegen gebe ich im folgenden die Versuchsprotokolle einiger solcher Versuche in Tabellenform wieder.

Tabelle 10. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen des Ob- jektes in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 164.						
30	—	—	—	—	74,2	19,211
38	—	212,5	—	—	—	—
—	25,6	—	—	—	—	—
—	—8,9	—	—	—	—	—
54	2,3	212,2	+193,90	—	—	—
58	—	—124,2	—	—	—	—
—	—82,1	—	—	—	—	—
—	16,3	—	—	—	—	—
82	1,4	—124,2	—120,74	—	—	—
93	—	134,0	—	—	—	—
—	22,1	—	—	—	—	—
—	—14,1	—	—	—	—	—
119	4,3	132,2	+109,68	—	—	—
122	—	10,5	—	—	—	—
—	37,4	—	—	—	—	—
138	2,8	10,5	—18,48	—	—	—
145	—	48,0	—	—	—	—
176	1,4	47,9	+21,06	—	—	—
184	—	28,0	—	—	—	—
198	2,0	28,0	+0,00(12)	—	—	—
205	—	—	—	32,5	—	—
216	—	—	—	0,6	78,7	19,211

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 16,763$ mm Hg.

Temperatur des Objektes = $t_0 = 19,421^\circ$ C.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,009134.$$

$$P = \frac{e_L}{M_1} RT \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 12,156 \text{ Atm.}$$

$C = 0,477$ mol Rohrzuckerlösung.

Tabelle 11. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen des Ob- jektes in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 165.						
35	—	—	—	—	388,2	19,213
42	—	456,2	—	—	—	—
—	37,8	—	—	—	—	—
—	12,4	—	—	—	—	—
—	7,9	—	—	—	—	—
50	2,6	454,6	+69,47	—	—	—
56	—	342,4	—	—	—	—
—	26,1	—	—	—	—	—
—	7,8	—	—	—	—	—
70	3,1	341,8	—49,27	—	—	—
74	—	398,8	—	—	—	—
—	78,1	—	—	—	—	—
—	—12,4	—	—	—	—	—
—	16,9	—	—	—	—	—
—	7,6	—	—	—	—	—
89	1,9	398,3	+10,21	—	—	—
98	—	362,7	—	—	—	—
—	4,7	—	—	—	—	—
122	2,2	362,6	—30,01	—	—	—
134	—	394,2	—	—	—	—
—	8,9	—	—	—	—	—
152	1,8	394,2	+5,90	—	—	—
164	—	373,9	—	—	—	—
—	12,6	—	—	—	—	—
—	—4,2	—	—	—	—	—
187	3,1	373,8	—15,58	—	—	—
196	14,7	388,7	—	—	—	—
—	—2,3	—	—	—	—	—
211	2,4	388,6	—	—	—	—
216	—	—	—	36,4	—	—
227	—	—	—	0,2	390,6	19,213

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 17,642(9)$ mm Hg.Temperatur des Objektes = $t_0 = 20,256^\circ$ C.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,009675.$$

$$P = \frac{e_L}{M_L} \frac{RT}{p_L} \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 12,959 \text{ Atm.}$$

$$C = 0,508 \text{ mol Rohrzuckerlösung.}$$

Der Verlauf der Versuche ist aus den vorstehenden Tabellen ohne weiteres zu ersehen. Die Bezeichnungen Th₁ — Th₄ sind in der voranstehenden Beschreibung der Apparatur erklärt worden. Der Dampf-

Tabelle 12. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,25 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen des Ob- jektes in Ein- heiten des Oku- larmikrometers/ Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 166.						
45	—	—	—	—	262,8	19,213
51	76,8	364,2	—	—	—	—
—	12,4	—	—	—	—	—
—	6,7	—	—	—	—	—
66	3,1	363,8	+81,05	—	—	—
70	—	254,2	—	—	—	—
—	19,4	—	—	—	—	—
84	2,8	254,0	- 34,53	—	—	—
89	—	301,7	—	—	—	—
—	9,8	—	—	—	—	—
103	1,7	301,6	+15,58	—	—	—
109	—	267,5	—	—	—	—
—	24,3	—	—	—	—	—
—	-6,8	—	—	—	—	—
127	3,4	267,4	- 24,63	—	—	—
133	—	292,9	—	—	—	—
—	14,9	—	—	—	—	—
—	8,2	—	—	—	—	—
151	2,7	292,7	+6,21	—	—	—
157	—	286,9	—	—	—	—
—	19,2	—	—	—	—	—
—	-4,9	—	—	—	—	—
179	1,9	286,8	—	—	—	—
187	—	—	—	39,9	—	—
201	—	—	—	0,4	273,0	19,213

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 17,391(4)$ mm Hg.Temperatur des Objektes = $t_0 = 19,941(9)^\circ \text{C}$.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,004\,656(5)$$

$$P = \frac{e_L}{M_L} RT \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 6,233 \text{ Atm.}$$

$$C = 0,246 \text{ mol Rohrzuckerlösung.}$$

druck des Objektes wurde dem Dampfdruck der Atmosphäre gleichgesetzt, bei dem das Objekt weder Gewichtszu- noch -abnahme zeigte. Die Größe dieses Dampfdruckes wurde aus den Tabellen der Sättigungsdrucke des Wasserdampfes (Landolt-Börnstein, 1923, S. 1316 ff.) interpoliert. Die Temperatur des Objektes während des Dampfdruckgleichgewichtes mit der Atmosphäre der Apparatur wurde aus $\text{Th}_3 - \text{Th}_0$ und der absoluten Temperaturmessung des Nullelementes errechnet.

Tabelle 13. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,10 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen des Ob- jektes in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 167.						
32	—	—	—	—	266,4	19,212
39	—	387,9	—	—	—	—
—	—46,1	—	—	—	—	—
—	12,9	—	—	—	—	—
54	3,1	386,9	+ 80,32	—	—	—
60	—	274,7	—	—	—	—
—	16,8	—	—	—	—	—
74	2,9	274,5	—38,00	—	—	—
81	—	326,2	—	—	—	—
—	22,9	—	—	—	—	—
—	—9,4	—	—	—	—	—
—	—1,2	—	—	—	—	—
98	1,8	325,9	+ 16,11	—	—	—
104	—	298,7	—	—	—	—
—	11,0	—	—	—	—	—
—	7,4	—	—	—	—	—
122	2,1	298,5	—12,74	—	—	—
126	—	311,0	—	—	—	—
—	9,1	—	—	—	—	—
147	0,9	310,6	—	—	—	—
154	—	—	—	31,2	—	—
169	—	—	—	0,8	271,9	19,212

Dampfdruck des Objektes = $p_o = 17,448(6)$ mm Hg.Temperatur des Objektes = $t_o = 19,955^\circ$ C.

$$\frac{p_o - p_L}{p_L} = 0,0021009$$

$$P = \frac{e_L}{M_1} RT \frac{p_o - p_L}{p_L} = 2,813 \text{ Atm.}$$

C = 0,109 mol Rohrzuckerlösung.

Die Differenz zwischen dem dieser Temperatur zugehörigen Sättigungsdruck des Wasserdampfes und dem gefundenen Dampfdruck des Objektes, dividiert durch den ersteren, ergibt die rel. Dampfdruckerniedrigung des Objektes. Aus dieser wurde der osmotische Druck bzw. die „Saugkraft“ des Objektes errechnet. Diesen Werten wurden die Konzentrationen isosmotischer Rohrzuckerlösungen nach den Messungen von „Morse (Landolt-Börnstein, 1923) zugeordnet.

Die in den Tabellen 10—15 dargestellten Modellversuche lassen die hohe Meßempfindlichkeit der Methode erkennen. Auch ein zwischen

Tabelle 14. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,75 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen des Ob- jektes in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 168.						
30	—	—	—	—	348,6	19,215
41	—	392,7	—	—	—	—
—	44,1	—	—	—	—	—
—	17,0	—	—	—	—	—
—	-9,4	—	—	—	—	—
59	2,1	392,2	+89,90	—	—	—
66	—	294,1	—	—	—	—
—	-12,6	—	—	—	—	—
—	18,2	—	—	—	—	—
—	6,4	—	—	—	—	—
84	2,0	294,0	-15,58	—	—	—
89	—	325,7	—	—	—	—
—	9,1	—	—	—	—	—
107	1,8	325,6	+17,68	—	—	—
116	—	301,1	—	—	—	—
—	-3,9	—	—	—	—	—
133	2,9	301,1	-8,11	—	—	—
139	—	309,0	—	—	—	—
—	-6,4	—	—	—	—	—
—	9,1	—	—	—	—	—
—	6,1	—	—	—	—	—
151	0,9	308,8	—	—	—	—
163	—	—	—	29,7	—	—
176	—	—	—	0,9	352,5	19,215
181	—	—	—	—	352,4	—

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 17,447(5)$ mm Hg.Temperatur des Objektes = $t_0 = 20,156^\circ$ C.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,0144257$$

$$P = \frac{q_L}{M_L} \cdot \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 19,322 \text{ Atm.}$$

C = 0,743 mol Rohrzuckerlösung.

Objekt und Dampfraum eingeschalteter Diffusionswiderstand beeinflußt das Meßergebnis nicht, wie sich aus dem in Tabelle 15 dargestellten Versuch ergibt. Den angestellten Überlegungen zufolge war das auch nicht zu erwarten.

In zwei Meßreihen von je 10 Modellversuchen wurde die Empfindlichkeit der „Massenaustauschmethode“ bestimmt. In Versuchsreihe 1 diente das mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränkte Filtrier-

Tabelle 15. Modellversuch mit der Massenaustauschmethode.

Objekt: mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränktes Filtrierpapier,
das, ohne direkt berührt zu werden, beiderseits mit Cellophan bedeckt ist.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Minf.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 174.						
32	—	—	—	—	339,1	19,216
41	—	401,5	—	—	—	—
—	76,2	—	—	—	—	—
—	28,9	—	—	—	—	—
—	—18,1	—	—	—	—	—
—	6,4	—	—	—	—	—
58	2,1	401,1	+51,28	—	—	—
64	—	254,9	—	—	—	—
—	—36,4	—	—	—	—	—
—	12,8	—	—	—	—	—
83	1,2	254,0	—45,85	—	—	—
89	—	298,1	—	—	—	—
—	14,7	—	—	—	—	—
—	—0,1	—	—	—	—	—
—	6,9	—	—	—	—	—
107	3,4	289,9	—29,49	—	—	—
114	—	321,1	—	—	—	—
—	21,7	—	—	—	—	—
—	4,1	—	—	—	—	—
—	—3,6	—	—	—	—	—
133	2,5	321,0	—9,85	—	—	—
140	—	344,6	—	—	—	—
—	7,1	—	—	—	—	—
159	1,9	344,6	+5,05	—	—	—
163	—	336,7	—	—	—	—
—	9,7	—	—	—	—	—
—	4,3	—	—	—	—	—
179	2,1	336,6	—	—	—	—
187	—	—	—	41,2	—	—
214	—	—	—	1,0	346,7	19,218

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 17,518(8)$ mm Hg.

Temperatur des Objektes = $t_0 = 20,142^\circ \text{C}$.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,00933(9).$$

$$P = \frac{e_L}{M_L} RT \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 12,513 \text{ Atm.}$$

$C = 0,491$ mol Rohrzuckerlösung.

papier als Versuchsobjekt, in Versuchsreihe 2 dagegen solches, das mit 0,2 mol Rohrzuckerlösung getränkt war. Die Tabelle 16 enthält die Meßergebnisse.

Tabelle 17. Bestimmung von Sz einer *Tradescantia*-Blattspreite mit der Massenaustauschmethode.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 190.						
36	—	—	—	—	339,2	19,216
44	332,4	332,4	—	—	—	—
—	29,4	—	—	—	—	—
—	12,8	—	—	—	—	—
—	—9,1	—	—	—	—	—
—	6,4	—	—	—	—	—
61	2,1	331,9	—41,12	—	—	—
66	—	496,1	—	—	—	—
—	—12,8	—	—	—	—	—
—	8,9	—	—	—	—	—
—	4,1	—	—	—	—	—
83	1,7	496,0	+44,84	—	—	—
89	—	426,5	—	—	—	—
—	19,4	—	—	—	—	—
—	7,1	—	—	—	—	—
107	2,0	426,3	+17,12	—	—	—
111	—	401,2	—	—	—	—
—	22,8	—	—	—	—	—
—	4,7	—	—	—	—	—
129	2,9	401,1	+7,60	—	—	—
133	—	364,7	—	—	—	—
—	6,8	—	—	—	—	—
146	1,3	364,7	—18,21	—	—	—
151	—	394,2	—	—	—	—
—	7,4	—	—	—	—	—
—	4,0	—	—	—	—	—
—	—2,1	—	—	—	—	—
166	2,5	394,1	+3,12	—	—	—
168	—	381,7	—	—	—	—
—	6,9	—	—	—	—	—
184	1,8	381,7	—5,41	—	—	—
191	—	389,5	—	—	—	—
—	—4,7	—	—	—	—	—
216	1,2	389,5	—	—	—	—
219	—	—	—	38,4	—	—
236	—	—	—	0,7	345,7	19,216

Dampfdruck des Objektes = $p_0 = 17,648(4)$ mm Hg.Temperatur des Objektes = $20,139^\circ$ C.

$$\frac{p_0 - p_L}{p_L} = 0,0016226.$$

$$P = \frac{e_L}{M_1} RT \frac{p_0 - p_L}{p_L} = 2,124 \text{ Atm.}$$

C = 0,082 mol Rohrzuckerlösung.

Tabelle 18. Bestimmung von S_z einer *Tradescantia*-Blattspreite mit der Massenaustauschmethode.

Zeit in Min. nach Versuchs- beginn	Th ₁ /Th ₂	Th ₁ /Th ₀	Gewichtsände- rungen in Ein- heiten d. Okular- mikro- meters/Min.	Th ₃ /Th ₄	Th ₃ /Th ₀	Temperatur des Null- elementes in C-Graden des Hg-Thermo- meters
	in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages			in Skalenteilen des Galvanometer- ausschlages		
Protokoll Nr.: D 191.						
31	—	—	—	—	241,3	19,210
42	—	300,6	—	—	—	—
—	41,8	—	—	—	—	—
—	11,9	—	—	—	—	—
—	-1,2	—	—	—	—	—
58	2,1	299,8	+9,28	—	—	—
64	—	251,3	—	—	—	—
—	6,4	—	—	—	—	—
81	2,7	251,1	-13,42	—	—	—
88	—	267,8	—	—	—	—
—	7,9	—	—	—	—	—
—	-4,3	—	—	—	—	—
—	6,1	—	—	—	—	—
117	2,0	267,6	-4,74	—	—	—
121	—	281,4	—	—	—	—
—	4,9	—	—	—	—	—
138	2,9	281,3	+2,47	—	—	—
146	—	276,7	—	—	—	—
—	8,1	—	—	—	—	—
—	6,4	—	—	—	—	—
163	2,3	276,6	—	—	—	—
171	—	—	—	29,4	—	—
186	—	—	—	0,5	248,7	19,210

Dampfdruck des Objektes = 17,363(7) mm Hg.

Temperatur des Objektes = 19,874° C.

$$\frac{P_0 - P_L}{P_L} = 0,00201(7).$$

$$P = \frac{\rho_L}{M_L} RT \frac{P_0 - P_L}{P_L} = 2,689 \text{ Atm.}$$

$$C = 0,104 \text{ mol Rohrzuckerlösung.}$$

Oberflächen durch Abdecken mit Stanniol ausgeschaltet wurde. Die Kurve II der Fig. 9 stellt den Fall dar, in dem die den einfallenden Konvektionsströmen entgegengesetzte Seite des Objektes abgedeckt wurde. Theoretisch wäre zwischen diesem dargestellten Fall und dem anderen möglichen, in dem die den einfallenden Konvektionsströmen zugekehrte Seite abgedeckt wurde, ein Größenunterschied des Effektes zu erwarten (Randwirkung). Dieser ist aber so gering, daß er nicht meßbar war. Dieser Befund ist für die nun gleich zu betrachtenden

Verhältnisse an lebenden pflanzlichen Geweben insofern von besonderer Bedeutung, als diese Objekte an den beiden Oberflächen, soweit es sich um flächenförmige Organe, wie die vorzugsweise zu untersuchenden Blätter, handelt, verschieden große Diffusionswiderstände dem Dampfaustausch entgegensetzen. Da dieser genannte, theoretisch zu erwartende Effekt sich praktisch in der Messung nicht bemerkbar machte, so kann die von den Modellversuchen abweichende Kurve des Wasserdampfaustausches in Abhängigkeit vom Dampfdruckpotential der an Blättern

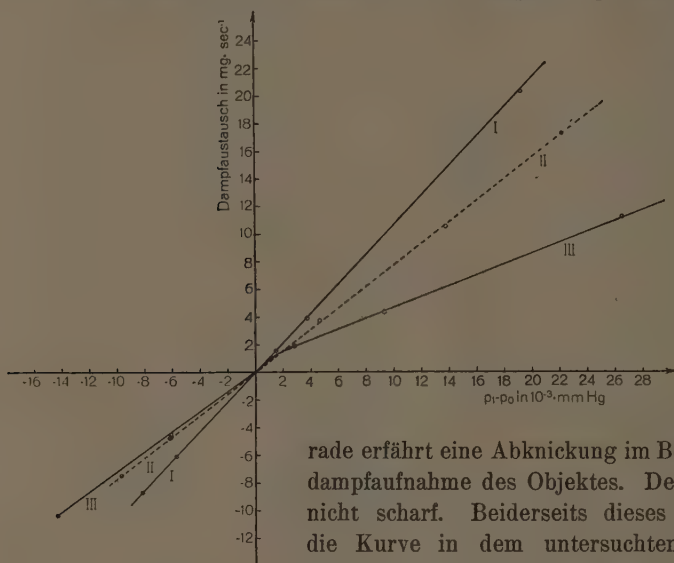


Fig. 9.

erfährt eine Abknickung im Bereich der Wasserdampfaufnahme des Objektes. Der Knick ist jedoch nicht scharf. Beiderseits dieses Knickes verläuft die Kurve in dem untersuchten Bereich wieder linear, die Wasserdampfaufnahme wird der Wasserdampfabgabe bei gleich großem entgegengesetzt-

gerichtetem Dampfdruckpotential wieder proportional, ist aber bei den bisher untersuchten Objekten immer um ein Vielfaches geringer. Diese Befunde widersprechen der oben erwähnten Aussage Archibovskijs, daß bei gleich großem entgegengesetzten Dampfdruckpotential die Blätter „ebensogut“ Wasser aufnehmen wie abgeben.

Quantitative Aussagen über diesen Befund in bezug auf die physiologische Bedeutung desselben sollen in einer weiteren Arbeit erst später veröffentlicht werden, da ihnen erst noch umfangreiche vergleichende Messungen im Zusammenhang mit den bei Besprechung der energetischen Methode angekündigten Transpirationswiderstandsmessungen vorausgehen müssen. Nach orientierenden Versuchen entspricht die Form der Kurve jeweils gewissen Ökotypen.

vorgenommenen Messungen eine eindeutige Erklärung finden. Die Kurve III der Fig. 9 stellt die entsprechenden Werte des in der Tabelle 17 wiedergegebenen Versuches dar. Die in den Modellversuchen ermittelte Ge-

In bezug auf den Zweck unserer hier angestellten Messungen war nur die Frage zu stellen, ob dieser von den Modellversuchen abweichende Kurvenverlauf die Empfindlichkeit unserer Messungen herabsetzt. Das ist nicht der Fall. Maßgebend für die Empfindlichkeit der angestellten Dampfdruckmessungen ist die Genauigkeit, mit der der Nullpunkt zwischen Wasserdampfaufnahme und -abgabe bestimmt werden kann. Diese ist abhängig von der Größe des Winkels, den die Kurve mit der X-Achse in dem Augenblick bildet, in dem sie diese schneidet. Da der Kurvenknick oberhalb der X-Achse liegt und der Winkel sich nur allmählich ändert, so ist die Nullpunktsbestimmung ohne Empfindlichkeitsverlust auch hier möglich. Nur eine Interpolation aus nur zwei Austauschmessungen bei bekannten zugehörigen Dampfdruckpotentialen, wie es der Verlauf der Modellversuche ohne weiteres gestattet hätte, ist durch die aufgezeigten Verhältnisse ausgeschlossen.

Weitere Abweichungen von den Modellversuchen haben sich bei den Messungen an lebenden pflanzlichen Geweben nicht ergeben, so daß eine weitere Diskussion der Meßmethode im folgenden unterbleiben kann. Sie ist, wie aus den Untersuchungen hervorgeht, vorläufig die zuverlässigste und gesichertste Methode zur Messung der Saugkraft eines Gewebes. Die nicht unbedeutenden apparativen und experimentellen Schwierigkeiten dürften allerdings kaum eine allgemeine Anwendung dieser Meßmethode erlauben. Jedoch hat sie mir die grundsätzliche Prüfung der mit anderen Methoden ermittelten Saugkräfte lebender Gewebe möglich gemacht.

Die Messung der Saugkraft eines Gewebes durch Bestimmung seiner rel. Dampfdruckerniedrigung hat den grundsätzlichen Vorteil, daß diese lediglich von der durch die Saugkraft bedingten Dampfdruckerniedrigung des Gewebes abhängig ist, dagegen nicht von den Faktoren, die die Saugkraft bestimmen, und auch nicht von denjenigen, die den osmotischen Austausch des Wassers regulieren. Alle Faktoren dieser Art bleiben bei Messungen über den Dampfdruck unberührt und unverändert, was bei allen osmotischen Methoden nicht vorausgesetzt werden kann. Darüber muß im nächsten Abschnitt noch einiges gesagt werden.

8. Die „verbesserte gravimetrische Methode“ und Vergleichsmessungen mit der „Massenaustauschmethode“.

Inzwischen hatte ich auf Grund der gesammelten Erfahrungen auf diesem Gebiet die gravimetrische Methode von Arcichovskij verbessert. Auf zweierlei mußte dabei geachtet werden: erstens mußte der Diffusionsweg vom Objekt bis zur Vergleichslösung möglichst kurz

sein, und zweitens war für Temperaturgleichheit innerhalb des Meßsystems zu sorgen.

Die Fig. 10 zeigt die verbesserte Apparatur im Schnitt. A ist ein Glasrohr von 30 mm Ø und 40 mm Länge, das von dem Korkmantel B umhüllt und dadurch möglichst isoliert ist. C₁ und C₂ sind zwei Gummistopfen, die sich mit Hilfe von Paraff. liqu. leicht aber dicht in das Glasrohr schieben lassen. Auf den gegeneinander zugekehrten Flächen tragen sie die mit Rohrzuckerlösungen jeweils bekannter Konzentration getränkten doppelten Filtrierpapierscheiben F₁ und F₂. Diese werden je von einem dünnen Kupferdrahtgeflecht (= 0,4 mm dick) E₁ und E₂ bedeckt. Zwischen diese Kupferdrahtgeflechte wird das mit einem Korkbohrer herausgestanzte zu untersuchende Gewebe gebracht.

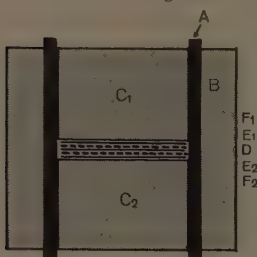


Fig. 10. (Maßstab: 2/3.)

Die Kupferdrahtgeflechte verhindern die direkte Berührung des Objektes mit den mit Vergleichslösung getränkten Filtrierpapieren einerseits und sorgen andererseits infolge ihrer guten wärmeleitenden Eigenschaften für möglichstste Temperaturgleichheit zwischen Objekt und Vergleichslösung. Störungen, die durch die Berührung des Objektes mit den Kupfersieben bedingt sein könnten, wurden nicht beobachtet. Die Bestimmung der Wasserdampfaufnahme und -abgabe erfolgt wie bei der gravimetrischen Methode Archichovskijs durch Wiegen.

Die Methode erreicht nicht die hohe Empfindlichkeit der „Massenaustauschmethode“ und hat den Nachteil, daß die Messungen an mehreren „gleichen“ Gewebestücken durchgeführt werden müssen, wozu mehrere dieser Apparaturen immer gleichzeitig erforderlich sind. Jedoch dürfte diese Methode bei ökologischen Arbeiten ihre Vorteile haben. Ursprünglich wurden statt der Filtrierpapiere zur Aufnahme der Lösungen Bimssteinscheiben benutzt. Diese vermögen eine größere Lösungsmenge aufzunehmen, haben jedoch den Nachteil, daß sie nach jeder Messung sorgfältig von der Lösung gereinigt werden müssen. Da die Verwendung von Filtrierpapieren (Schleicher u. Schüll, Nr. 595, Marke Selecta) keinerlei Nachteile gegenüber der Verwendung von Bimssteinscheiben zeigte, wurde hinfort nur mit Filtrierpapier gearbeitet. Die Versuchsdauer betrug zwei Stunden. Die Tabelle 19 gibt den Verlauf von drei mit der „verbesserten gravimetrischen Methode“ durchgeführten Messungen wieder.

Tabelle 19. Saugkraftmessungen mit der verbesserten gravimetrischen Methode.

Protokoll Nr.: D 57, 59 und 61.

Objekt.....	0,05	0,10	0,15	0,20	0,25	0,30 mol RzLsg.
Impatiens p.	+1,8	+1,1	—	-1,6	-2,2	-2,7 mg
Impatiens p.	+1,9	+0,8	—	-1,9	-2,3	-2,4 mg
Tradescantia sp.	+1,4	+0,2	-2,8	-3,1	-3,6	— mg

In der Tabelle 20 sind einige an je zwei Blatthälften durchgeführte Vergleichsmessungen zusammengestellt.

Tabelle 20. Vergleichsmessungen mit der verbesserten gravimetrischen Methode und der Massenaustauschmethode.

Objekt	Sz nach der Massenaustauschmethode in Atm.	Sz nach der verbesserten gravimet. Methode in Atm.	Interpolierte Werte für Sz nach der verb. gravimet. Methode in Atm.
Blatt von:			
Syringa vulg.	6,243	6,335— 7,605	6,781
Asarum europ.	3,867	2,590— 3,827	3,802
Taraxacum off.	4,268	3,827— 5,064	4,971
Syringa vulg.	11,439	11,442—12,748	12,137
Impatiens parv.	5,188	5,064— 6,335	5,421
Convolvulus sp.	6,120	5,064— 6,335	6,210
Hedera helix	12,466	12,748—14,088	13,194
Hedera helix	8,123	7,605— 8,871	8,369
Prunus dom.	7,596	7,605— 8,871	7,942
Prunus dom.	6,821	6,335— 7,605	7,225

Der Vergleich der ermittelten Werte zeigt im Bereich der geringeren Empfindlichkeit der verbesserten gravimetrischen Methode eine recht gute Übereinstimmung der mit den beiden Methoden durchgeführten Messungen. Ob sich innerhalb des Fehlerbereiches die Saugkraft der Gewebe bei der Messung mit der verbesserten gravimetrischen Methode durch das Eingeschlossensein in den engen Raum für längere Zeit und die dadurch wahrscheinlich bedingte intramolekulare Atmung ändert, ist nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist diese Möglichkeit für die mit der verbesserten gravimetrischen Methode erfolgenden Messungen bei ihrem größeren Fehlerbereich ohne Bedeutung.

III. Abschnitt:

Die osmotischen Methoden der Saugkraftmessungen an lebenden pflanzlichen Geweben.

1. Besprechung der mit der „vereinfachten Methode“ Ursprungs erzielten Ergebnisse und eigene Versuche mit dieser Methode.

Von den osmotischen Methoden zur Messung der Saugkraft eines Gewebes hat die „vereinfachte Methode“ Ursprungs die allgemeinste Verbreitung und Anwendung gefunden. An dieser Methode ist in den vergangenen Jahren in steigendem Maße Kritik geübt worden (Literatur: S. 3). Der Ausfall meiner eigenen mit dieser Methode unternommenen Untersuchungen zwang mich zu der methodischen Ausrichtung der hier

vorliegenden Arbeit. Vornehmlich machte sich im Experiment immer wieder die Unsicherheit der Längenänderungen der Gewebestreifen in gleichmäßig abgestuften Rohrzuckerlösungen störend bemerkbar. Eine große Zahl der untersuchten Objekte zeigte überhaupt keine Längenänderungen von voller Turgeszenz bis zur Plasmolyse, die jenseits der Meßfehler liegen. Die diesbezüglichen Befunde von Lambrecht (1929), Heilig (1931), Pisek u. Cartellieri (1932) und Oppenheimer (1933) kann ich auf Grund des von mir im Laufe der Zeit untersuchten Materials nur bestätigen. Selbst diejenigen Objekte, die innerhalb eines gewissen Bereiches eine Messung mit der „vereinfachten Methode“ zuzulassen schienen, indem in diesem Bereich die Längenänderungen der Gewebestreifen den Konzentrationen der angewandten Osmotica proportional verliefen, ließen die Bestimmung der Saugkraft dann nicht zu, wenn die Saugkraft unterhalb einer gewissen Größe oder aber in der präplasmolytischen Zone lag. Auch darin stimme ich mit Oppenheimer (1930 a u. b, 1933) überein. Die Fig. 13, 16, 18 und 22 stellen die prozentualen Längenänderungen von etwa 1 cm langen und 2—3 mm breiten Blattstreifen in Abhängigkeit von der Konzentration der jeweils angewandten Rohrzuckerlösung dar. Köckemann (1932) vermeinte diesen Befund Oppenheimers nicht bestätigen zu können. Tatsächlich aber hat er in den von ihm in der Abb. 1, S. 674 wiedergegebenen Messungen den kritischen Bereich gar nicht erfaßt. Jedoch zeigt die in Abb. 1 d dargestellte Kurve, die kurz vor diesem Bereich abbricht, die Tendenz, in ihrer Fortführung den von mir hier dargestellten Kurven analog zu verlaufen.

In der präplasmolytischen Zone wurde die Längenmessung meistens unsicher, da die Gewebe sich leicht in diesem Zustand in sich verschieben ließen, was auch bei äußerst sorgfältigem Arbeiten beim Auflegen des Objektes auf den Glaträger, auf dem die Messung erfolgte, nicht zu vermeiden war.

In den Lösungen 0—0,15 mol Rohrzucker zeigten die Streifen meistens nur so geringe Längenänderungen, daß eine Nullbestimmung nicht möglich war.

Immerhin gehören die dargestellten Objekte zu denen, die eine Saugkraftmessung mit der „vereinfachten Methode“ noch am ehesten erlauben. Ihnen stehen z. B. solche extremen Fälle gegenüber, in denen sich der Längenmessung unterworfenen Gewebe bei Wasseraufnahme sogar verkürzen, bzw. bei Wasserverlust verlängern. Schon DE VRIES (1879) weist auf einen solchen Fall hin. Mir selbst begegnete ein gleicher bei der Beobachtung der Längsachse von *Picea*

omorica-Nadelquerschnitten, wenn diese aus Wasser in 1,0 mol Rohrzuckerlösung übertragen wurden. Die Messung erfolgte mit dem Mikroskop bei 280facher Vergrößerung mit Hilfe des Okularschraubenmikrometers der Fa. C. Zeiss. Die Tabelle gibt die Messungen aus drei Versuchsreihen (a—c) wieder.

Tabelle 21. Zeitlicher Verlauf der Längenänderung der Längsachse von *Picea omorica*-Nadelquerschnitten nach deren Übertragung aus Wasser in 1 mol Rohrzuckerlösung.

Min. nach der Übertragung:	5'	10'	30'	40'	50'	60'
Länge der Längsachse: { a)	7,40	7,40	7,44	7,47	7,48	7,48
b)	7,39	7,42	7,44	7,48	7,49	7,49
c)	—	7,41	7,45	7,47	—	—

Zu den weniger extremen Fällen dieser Art gehören dann Gewebe, die in verschiedenen Richtungen zwar gleichsinnige aber ungleich große Längenänderungen zeigen. So fand ich bei jungen *Zea Mays*-Blättern die Längenänderungen von Gewebestreifen, die quer zu den Blattrippen geschnitten waren, jeweils etwa dreimal größer als die der Gewebestreifen, die längs zu den Blattrippen geschnitten worden waren.

Aber auch schon der Fall ist Blum (1926), Lambrecht (1928) und auch Oppenheimer (1933) begegnet, daß ein in Lösungen steigender Konzentration gebrachter Gewebestreifen sich zunächst erwartungsgemäß verkürzt, sich aber dann bei hohen Konzentrationen wieder verlängert. Mir begegnete ein solcher Fall bei versuchten Saugkraftmessungen an dem Blatt von *Vallisneria spiralis*, den ich hier näher mitteilen will, weil ich ihn leicht zu analysieren vermochte. Um die Gesamtlängenänderung eines solchen Gewebestreifens zu bestimmen, hatte ich einen 3 mm breiten Streifen in der Längsrichtung des Blattes ausgeschnitten und 1 Stunde in Wasser gelegt. Darauf wurde seine Länge zu 13,42 mm bestimmt und der Streifen in eine 0,35 mol Rohrzuckerlösung übertragen. Nach 30 Minuten wurde die Länge erneut gemessen und mit 13,86 mm gefunden. Der Streifen hatte also gegenüber seiner vollen Turgeszens in der plasmolisierenden 0,35 mol Rohrzuckerlösung etwa 3 % an Länge zugenommen. Eine Untersuchung des Gewebes ergab, daß die Epidermis des Blattes scheringitterförmig aufgebaut ist (Fig. 11). Ich beobachtete nun die zwei senkrecht aufeinander stehenden Achsen der in der Zeichnung bezeichneten Zelle in bezug auf ihre Längenänderungen unter der Einwirkung von 0,0 bis 0,35 mol Rohrzuckerlösungen. Die Tabelle 22 gibt diese Messungen wieder.

Tabelle 22. Dimensionsänderungen einer Epidermiszelle von *Vallisneria spiralis* unter dem Einfluß von Rohrzuckerlösungen.

Protokoll Nr.: U 164

mol RZLsg.:	0,00	0,20	0,32	0,35
Länge A—B:	223	212	219	210
Länge C—D:	300	303	301	303
Bemerkungen:			beginnende Plasmolyse Plasmolyse	

Bei Wasseraufnahme wird die Schere auseinandergedrängt und die Achse C—D verkürzt. Dadurch ist bei Wasserverlust die Längenzunahme in dieser Richtung bedingt (z. B. in 0,20 mol RZLsg.). Bei

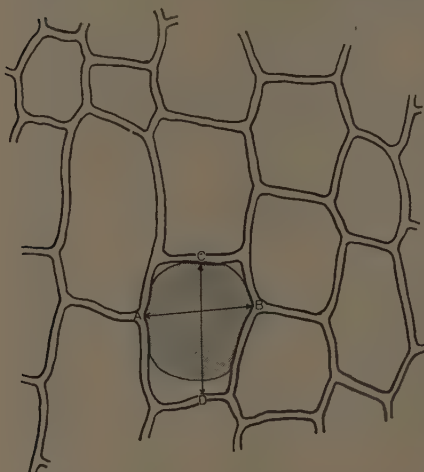


Fig. 11. *Vallisneria spiralis*, Epidermiszellen in 0,32 mol Rohrzuckerlösung. (Vergr. 110×.)

beginnender Plasmolyse sucht der Protoplast infolge der Oberflächenspannung Kugelform anzunehmen (Fig. 11), er preßt daher die Schere wieder auseinander. Die Folge ist wiederum eine Verkürzung der Achse C—D. Endlich, bei starker Plasmolyse, schrumpft der Protoplast soweit zusammen, daß er sich von den Seitenwänden der Zelle löst, so daß die Schere infolge der Elastizität der Zellwände, nachdem sie von dem Druck befreit ist, in ihre alte Stellung zurückgeht und eine abermalige Verlängerung der Achse C—D bedingt. So übersichtlich wie in diesem Fall liegen die Verhältnisse jedoch leider nicht immer.

Alle derartigen der „vereinfachten Methode“ entgegenstehenden Schwierigkeiten sind durch die morphologischen Eigenschaften des zu untersuchenden Gewebes bedingt. Beispiele dafür lassen sich in großer Zahl zusammentragen. Ich sehe jedoch davon ab, da diese Faktoren bei der Fortführung meiner Untersuchungen an Bedeutung gegenüber anderen sehr verloren haben und da sie von den der „vereinfachten Methode“ kritisch gegenüberstehenden Autoren wiederholt behandelt worden sind.

Ich wende mich jetzt wieder dem Ausgang der Untersuchung, den im ersten Abschnitt dieser Arbeit mitgeteilten Messungen an den *Convolvulus*-Blättern, die sich in ihrem Alter unterschieden, zu. Der Ver-

gleich der einzelnen an diesen Blättern gewonnenen Meßergebnisse läßt die Vermutung aufkommen, daß mit Hilfe einer osmotischen Methode die Faktoren, die die Saugkraft einer Zelle, bzw. eines Gewebes bestimmen, selbst dann nicht alle erfaßt werden, wenn der Wanddruck positiv ist. Ich vermutete, daß die offensichtlichen Fehler dieser Messungen nicht durch die morphologischen, sondern durch die physiologischen Eigenschaften der im Alter unterschiedenen Blätter bedingt waren. In diesem Sinne hat auch schon Strugger (1934) auf eine Binnendrucksteigerung an osmotischer Natur bei wachsenden Zellen hingewiesen.

2. Vergleichende Messungen mit der „vereinfachten Methode“ und der „Massenaustauschmethode“.

Nachdem inzwischen die „Massenaustauschmethode“ ausgearbeitet worden war und eine zuverlässige Bestimmung der Saugkraft eines Gewebes ermöglichte, konnte ich Vergleichsmessungen mit dieser und der „vereinfachten Methode“ durchführen. Der obengenannte Versuch mit *Convolvulus*-Blättern wurde in der gleichen Weise wiederholt, die Saugkraftmessung jedoch mit den beiden genannten Methoden derart durchgeführt, daß je die Hälfte eines Blattes zur Messung mit einer der beiden Methoden diente. Die Tabelle 23 enthält die Meßergebnisse.

Tabelle 23. Vergleichende Messungen der Saugkraft wasser-gesättigter *Convolvulus*-Blätter mit der vereinfachten Methode und der Massenaustauschmethode.

	4. Blatt	6. Blatt	8. Blatt
	unterhalb der Sproßspitze		
Protokoll Nr.: U 182 und D 202			
Sz nach der vereinfachten Methode:	1,92 Atm.	2,37 Atm.	2,94 Atm.
Sz nach der Massenaustauschmethode:	0,007 „	0,014 „	0,011 „

Die Tabelle 24 enthält Vergleichsmessungen der beiden Methoden an Hälften von Blättern verschiedener Herkunft.

Die Differenz der mit Hilfe der beiden Methoden ermittelten Saugkräfte ist oft recht beträchtlich. Dadurch wurde die schon ausgesprochene Vermutung, daß die Saugkraft einer Zelle nicht nur durch den osmotischen Druck des Zellinhaltes und den diesem entgegenwirkenden Wanddruck bestimmt wird, verstärkt, besonders aber dadurch, daß die Differenz der gemessenen Saugkräfte bei jungen Blättern fast immer viel größer gefunden wurde als bei alten Blättern.

Tabelle 24. Vergleichende Messungen der Saugkraft von Blättern mit der vereinfachten Methode und der Massenaustauschmethode.

Objekt	Sz nach der vereinfachten Methode in Atm.	Sz nach der Massenaustauschmethode in Atm.
Protokoll Nr.: U 183 a—h und D 203 a—h		
Syringa vulg.....	6,248	6,184
Syringa vulg.....	8,290	8,410
Syringa vulg. (junges Blatt)	6,481	9,423
Syringa vulg. (junges Blatt)	4,973	8,144
Vitis vinifera.....	7,460	6,918
Vitis vinifera.....	3,246	5,892
Claytonia perfoliata (junges Blatt)...	5,123	3,413
Vicia Faba (junges Blatt).....	3,644	4,190

3. Die CH- und Temperaturabhängigkeit der Längenänderung der Gewebestreifen in den Osmoticis.

Im Frühjahr 1937 machte ich nun eine Beobachtung, die wahrscheinlich bei weiterer Untersuchung eine Klärung dieser Befunde bringen wird. Um zu prüfen, ob das destillierte Wasser, in dem bisher der Rohrzucker für das Osmoticum gelöst wurde, Giftwirkungen auf die Gewebestreifen ausübte und die Messungen nach der „vereinfachten Methode“ dadurch beeinflusst wurden, hatte ich zwei Parallelreihen von Rohrzuckerlösungen hergestellt, von denen in der einen Aqua dest. und in der anderen abgekochtes Leitungswasser (alkalisch) als Lösungsmittel diente. Als Versuchsobjekt benutzte ich junge Blätter von *Vicia Faba*. In diesem Versuch wurde die Saugkraft ein und desselben Blattes in den mit Leitungswasser hergestellten Lösungen um etwa 2,5 Atm. höher gefunden als in den mit Aqua dest. hergestellten. Den Versuch wiederholte ich noch zweimal mit je demselben Ergebnis. Anschließend bestimmte ich die CH der beiden Lösungsreihen mit der Wasserstoffelektrode des Ionometers von Lautenschläger. Die Leitungswasserlösung hatte ein pH = 7,63, während die Aqua dest.-Lösung ein pH = 5,99 hatte.

Diese Versuche habe ich dann sogleich systematisch erweitert, indem ich die Längenänderungen von Gewebestreifen in Abhängigkeit von der CH des Lösungsmittels prüfte. Ich stellte zu dem Zweck Lösungen gleicher Rohrzuckerkonzentrationen (meistens 0,2 mol) mit .. doppelt destilliertem Wasser als Lösungsmittel her, die ich mit Phosphaten in einer Konzentration von $\frac{1}{150}$ n pufferte. Die CH-Bestimmung erfolgte stets mit der Wasserstoffelektrode des Ionometers von Lautenschläger. Die Meßergebnisse sind in den Fig.: 12, 14, 17,

19—21 und 23 wiedergegeben. In den Fig.: 13, 16, 18 und 22 sind jeweils die Längenänderungskurven der betr. Gewebestreifen unter der Einwirkung osmotisch wirksamer Lösungen im gleichen Maßstabe wiedergegeben, in dem die Längenänderungskurven analoger Streifen unter dem Einfluß verschiedener CH dargestellt sind.

Die Fig. 12 stellt den ersten grundlegenden Versuch dieser Art dar. Die Zuckerlösungen waren mit $\frac{1}{150}$ n Phosphaten so gepuffert, daß annähernd die CH des dest. Wassers bzw. des Leitungswassers erzielt wurde. Es ergab sich eine Differenz in der Längeneinstellung bei gleicher 0,25 mol Konzentration des Osmoticums in Versuch a von 2,4% der Ausgangslänge des Gewebestreifens, und in Versuch b von etwa 3,7% der Ausgangslänge. Im Versuch b wurden die Streifen nach dem Messen sofort wieder in die Lösungen zurückgebracht und nach $15\frac{1}{2}$ stündigem Aufenthalt darin wieder gemessen. Es ergab sich jetzt eine Längendifferenz zwischen den zwei Streifen von 4,1%. Die Gewebestreifen waren, wie sich aus der Fig. 12 b₁₋₂ ergibt, in dieser Zeit um etwa 3,5% ihrer ursprünglichen Länge gewachsen. Dieser Versuch ist von besonderer Bedeutung, weil er zeigt, daß das Gewebe unter dem Einfluß der Puffer und der Rohrzuckerlösungen seine normalen Lebensprozesse ungestört fortsetzt. Deshalb wurde dieser Versuch auch vor den übrigen hier besprochen.

Die in den Fig. 12—23 dargestellten Versuche zeigen, daß die in der üblichen Technik der „vereinfachten Methode“ Ursprungs in die Lösungen gebrachten Gewebestreifen unter der Einwirkung verschiedener CH-Längenänderungen erfahren, die in der Größenordnung denen unter dem Einfluß verschieden hoch konzentrierter Osmotica gleichkommen.

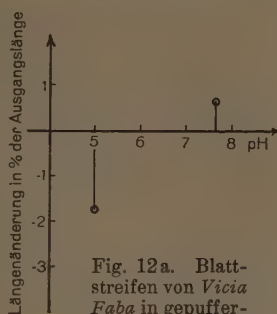


Fig. 12a. Blattstreifen von *Vicia Faba* in gepufferten 0,25 mol Rohrzuckerlösungen verschiedener CH-Versuchsdauer: 30 Min.

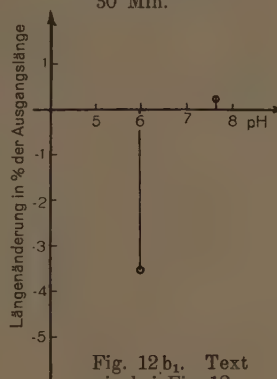


Fig. 12b₁. Text wie bei Fig. 12a.

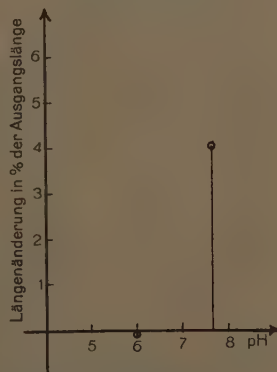


Fig. 12b₂. Text wie vor, jedoch: Versuchsdauer: $15\frac{1}{2}$ Stunden.

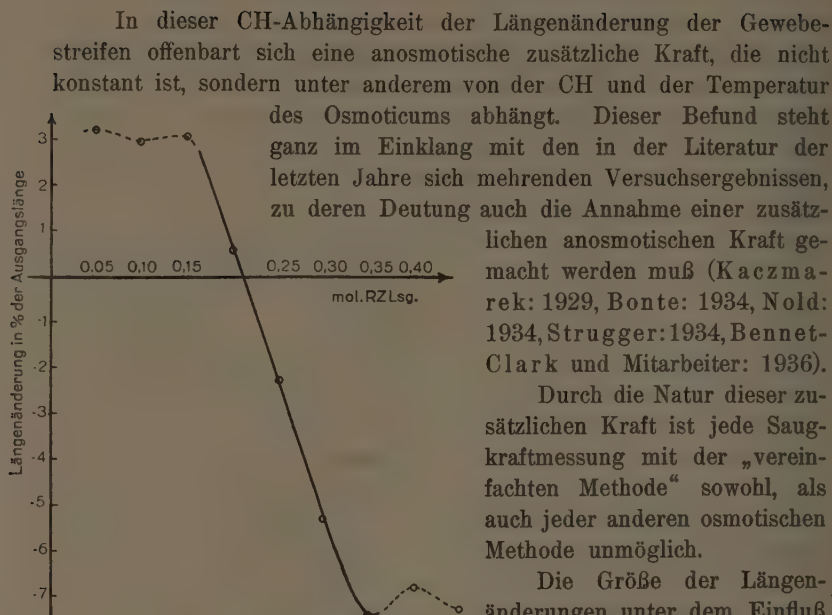


Fig. 13. Blattstreifen von *Claytonia* in Rohrzuckerlösungen verschiedener Konzentration.

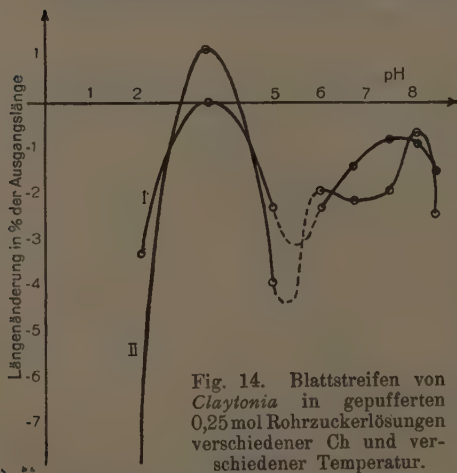
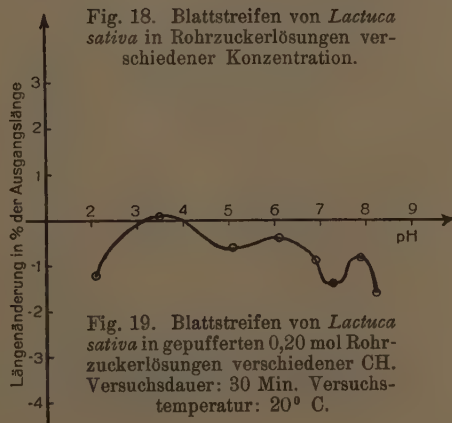
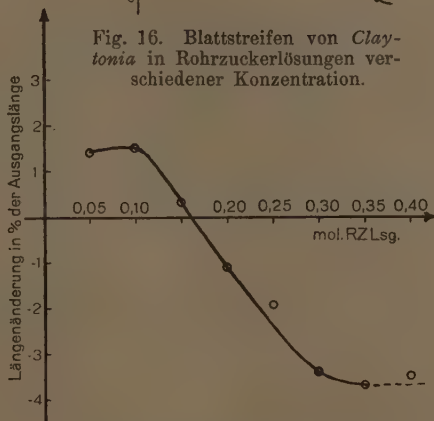
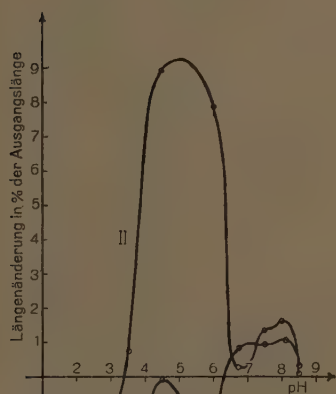
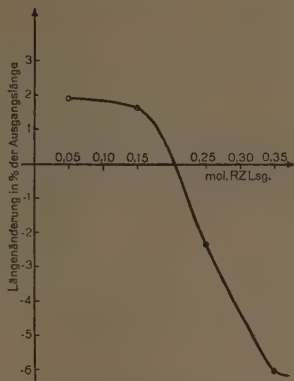
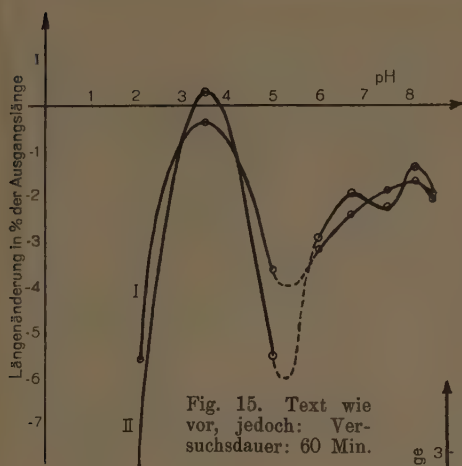


Fig. 14. Blattstreifen von *Claytonia* in gepufferten 0,25 mol Rohrzuckerlösungen verschiedener Ch und verschiedener Temperatur.

Kurve I = Längeneinstellung der Blattstreifen bei 20° C.

Kurve II = Längeneinstellung der Blattstreifen bei 33° C. Versuchsdauer: 30 Min.



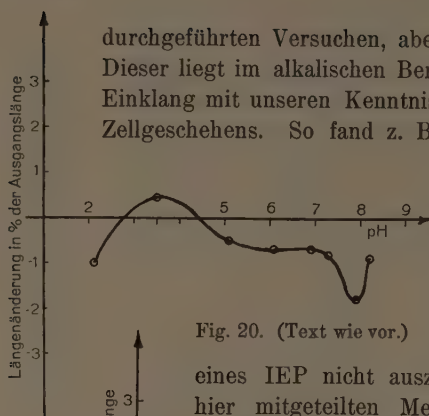


Fig. 20. (Text wie vor.)

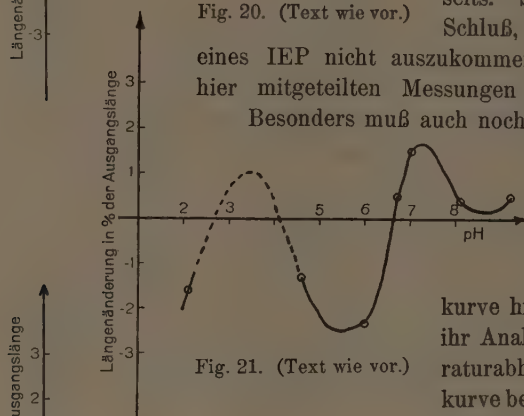
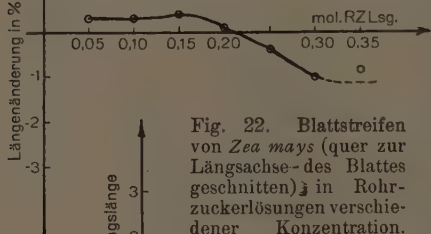
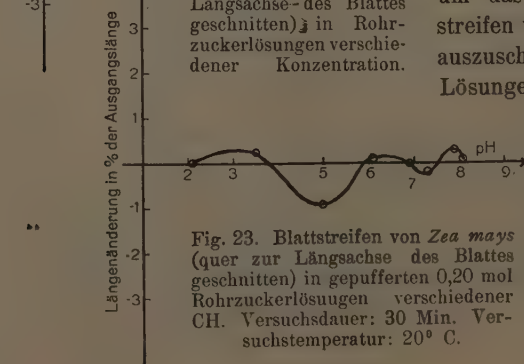


Fig. 21. (Text wie vor.)

Fig. 22. Blattstreifen von *Zea mays* (quer zur Längsachse des Blattes geschnitten) in Rohrzuckerlösungen verschiedener Konzentration.Fig. 23. Blattstreifen von *Zea mays* (quer zur Längsachse des Blattes geschnitten) in gepufferten 0,20 mol Rohrzuckerlösungen verschiedener CH. Versuchsdauer: 30 Min. Versuchstemperatur: 20° C.

durchgeführten Versuchen, aber meistens noch ein dritter Gipfel. Dieser liegt im alkalischen Bereich. Auch dieser Befund steht im Einklang mit unseren Kenntnissen über die pH-Abhängigkeit des Zellgeschehens. So fand z. B. Strugger (1928) bei der Untersuchung der Wirkung von Wasserstoffionen auf das Protoplasma drei Ausflockungsmaxima einerseits und drei entsprechende Minima der Protoplasmaströmung andererseits. Strugger zog daraus den Schluß, daß mit der Annahme nur eines IEP nicht auszukommen sei. Meine vorläufigen, hier mitgeteilten Messungen stimmen damit überein.

Besonders muß auch noch auf die hohe Temperaturabhängigkeit der Längenänderungen der untersuchten Gewebestreifen im Bereich der Optima der pH-Abhängigkeits-

kurve hingewiesen werden. Sie hat ihr Analogon in der hohen Temperaturabhängigkeit der Wachstumskurve bei optimalem pH (Strugger 1934). Diese hohe Temperaturabhängigkeit verbietet es, auch unter sonst konstanten Bedingungen Saugkraftmessungen bei verschiedener Temperatur vorzunehmen, wie es z. B. Oppenheimer (1933), um das Wachstum der Gewebestreifen während der Versuchsdauer auszuschalten, tat, indem er die Lösungen auf 0° C abkühlte. In

einem optimalen pH-Bereich bedingt dieses Abkühlen eine bedeutende Verkürzung der Gewebestreifen, was sich aus den in den Fig. 14, 15 und 17 dargestellten Versuchen ableiten läßt.

Fragen wir nun nach der Art der diese Reaktionen bedingenden Kraft, so werden wir an Quellung und Elektroendosmose denken müssen (Stern: 1919, Uléhlá: 1926, Girard: 1932, Bonte: 1934, Nold: 1934, Strugger: 1934, Bennet-Clark und Mitarbeiter: 1936). Die Voraussetzungen für das Zustandekommen sowohl der einen als auch der anderen dürften gegeben sein, so daß sie wahrscheinlich alle beide an dem Zustandekommen der beobachteten Phänomene beteiligt sein werden. Eine Entscheidung können aber erst eingehende zellphysiologische Untersuchungen bringen, die einer weiteren Arbeit vorbehalten bleiben müssen, in der auch die hier mitgeteilten Befunde noch einer eingehenderen Diskussion unterzogen werden sollen.

Hier kam es mir nur darauf an, zu zeigen, daß die physiologischen Gegebenheiten der Zellen in bezug auf ihren Wasserhaushalt die Anwendung osmotischer Methoden zur Messung ihrer Saugkraft prinzipiell nicht erlauben. Dafür, daß das für alle osmotischen Methoden zutrifft, sei zum Schluß dieses Abschnittes, auch unter Hinweis auf die Meßergebnisse von Kaczmarek (1929), noch eine Messung nach Höflers plasmometrischer Methode in ihrer CH-Abhängigkeit mitgeteilt.

Als Versuchsobjekt dienten Zellen der Wasserblätter von *Salvinia*, als Plasmolytica wurden 0,30 mol Traubenzuckerlösungen, die mit $\frac{1}{150}$ n Phosphaten gepuffert waren, benutzt. Die Tabelle 25 enthält die Meßergebnisse.

Tabelle 25. Bestimmung des osmotischen Wertes von *Salvinia*-Blattzellen mit der plasmometrischen Methode Höflers in gepufferten 0,3 mol Traubenzuckerlösungen¹⁾.

pH	h	l	b	G	O
1,80	9,65	3,1 +2,7	1,0	0,532	0,1596
3,78	8,55	2,75 +2,8	1,08	0,565	0,1695
5,55	8,75	6,3	0,95	0,683	0,2049
5,73	9,1	6,5	0,7	0,689	0,2067
6,68	9,0	6,1	1,0	0,652	0,1956
7,32	9,5	4,45 +2,6	1,0	0,672	0,2016
7,72	9,6	6,85	1,3	0,669	0,2007
8,0	8,0	2,9 +2,9	0,9	0,650	0,195

1) Es bedeutet: h = Länge der Zelle; l = Länge der plasmolysierten Protoplasten; b = Durchmesser der Zelle = Durchmesser der Protoplasten; $G = \frac{l - \frac{b}{3}}{h}$; O = grenzplasmolytischer Wert in mol Traubenzucker.

IV. Abschnitt:

Einige Meßergebnisse von allgemein physiologischer Bedeutung.

In diesem Abschnitt sollen in Form eines Anhanges noch einige im Laufe der Untersuchung gewonnene Meßergebnisse von allgemeiner Bedeutung mitgeteilt werden.

1. Die Saugkraft wassergesättigten Gewebes.

Schon im I. Abschnitt dieser Arbeit habe ich darauf hingewiesen, daß Ursprungs Befund, nach dem Blätter im dampfgesättigten Raum aufgezogener Maispflänzchen, obwohl sie guttierten, noch eine positive Saugkraft von mehreren Atmosphären haben sollten, wahrscheinlich durch einen in der Anwendung der „vereinfachten Methode“ bedingten Fehler vorgetäuscht wurde. Nachdem mir die „Massenaustauschmethode“ eine exakte Saugkraftmessung möglich machte, habe ich dann auch die Saugkraft solcher guttierender Maisblätter bestimmt. Die Pflänzchen wurden unter einer Glasglocke aufgezogen und die Töpfe immer gut feucht gehalten, so daß die Atmosphäre unter der Glasglocke immer dampfgesättigt war. Zum Versuch schnitt ich 3 Blattstücke von je 4 cm Länge ab und brachte diese, nachdem sie mit Filtrierpapier sorgfältig von dem Guttationswasser befreit worden waren, nebeneinander auf den Waageteller in die Apparatur. Der Versuch wurde an einer zweiten Pflanze in derselben Weise einen Tag später wiederholt. Die mit der „Massenaustauschmethode“ bestimmte Saugkraft betrug im ersten Versuch: 0,011 Atm., im zweiten Versuch: 0,018 Atm., während die gleichzeitige Messung mit der „vereinfachten Methode“ an gleichartigen Blättchen 3,1 Atm., bzw. 5,2 Atm. ergab. Dieses Meßergebnis mit der „vereinfachten Methode“ mag wohl durch die physiologische Eigenheit des Gewebes bedingt sein. Aber auch die morphologischen Eigenschaften dieses Gewebes müssen beachtet werden. Die Fig. 22 stellt die Längenänderung eines Maisblattgewebestreifens in Abhängigkeit von der Rohrzuckerkonzentration dar. Aus der resultierenden Kurve ist ersichtlich, daß die Messungen der niedrigen Saugspannungen an diesem Gewebe offenbar schon aus morphologischen Gründen nicht befriedigend ausfallen können.

Dagegen ist das mit der Massenaustauschmethode erzielte Meßergebnis von besonderer Bedeutung. Mit dieser Methode ist es zum erstenmal gelungen, wie das auch theoretisch zu erwarten ist, an einem wassergesättigten Gewebe die Saugkraft = 0 zu messen.

Daß eine osmotische Methode bisher nicht zu diesem Ergebnis führte, überrascht nach dem im vorigen Abschnitt mitgeteilten nicht

mehr. Die Messung einer positiven Saugkraft an wassergesättigten *Pinus*-Nadeln mit der Kapillarmethode durch Chu (1936) habe ich im zweiten Abschnitt dieser Untersuchung insofern auf einen Meßfehler zurückführen können, als ich dort zeigen konnte, daß die von Chu angewandte Methode an lebenden Geweben allgemein zu hohe Saugkräfte als Meßergebnisse zeitigt.

Ich habe dann auch mit der „Massenaustauschmethode“ die Saugkraft von *Pinus*-Nadeln, die 24 Stunden in Wasser gelegen hatten, in einem Versuch bestimmt und sie mit 0,21 Atm. gemessen. Auch meine Messung weicht also von dem theoretisch zu erwartenden Nullwert so weit ab, daß der der Methode zugehörige übliche Fehlerbereich weit überschritten wird. Doch gestaltete sich in diesem Versuch die Temperaturmessung des Objektes besonders schwierig, weil die Nadeln dem Thermoelement Th_3 schlecht anlagen. Wahrscheinlich ist dadurch ein größerer methodischer Fehler bedingt, so daß auch die Saugkraft wassergesättigter *Pinus*-Nadeln praktisch $= 0$ gemessen wurde. In diesem Zusammenhang weise ich auch noch auf das Ergebnis meiner Messungen an wassergesättigten *Convolvulus*-Blättern hin, die in Tabelle 23 zusammengestellt sind, ohne daß dort auf die Bedeutung der Messungen in dieser Beziehung hingewiesen wurde.

2. Der Turgordruck wachsender Zellen.

Pfeffer schrieb dem Turgordruck wachsender Zellen für deren Zellhautwachstum nur eine geringe Bedeutung zu. In Übereinstimmung mit dieser Anschauung wurde der Wanddruck dieser Zellen in den neuesten Arbeiten (Schoch-Bodmer: 1936; Ruge: 1937) immer sehr niedrig gefunden. Strugger (1934) hat auf eine anisotische Binnendrucksteigerung, die er als Quellung unter dem Einfluß der Änderung der CH des Zellinhaltes deutete, hingewiesen.

Diesen Meßergebnissen gegenüber fand Chu (1936) in allen von ihm untersuchten Fällen (Knospen und wachsende Früchte) den Wanddruck negativ. Dieser Befund ist neu. Die Entstehung dieses negativen Wanddruckes deutet Chu als Folge der Intussuszeption.

Der allgemeinen Bedeutung dieses Befundes wegen habe ich im Frühjahr 1937 noch diesbezügliche Messungen mit der „Massenaustauschmethode“ vorgenommen. Ich fand in den untersuchten Fällen den Wanddruck, wenn auch gering, so doch immer positiv.

Als Versuchsobjekt dienten Knospen von *Syringa vulgaris*. Sie wurden an ihrem Grund so von der Achse abgeschnitten, daß die einzelnen Blättchen sich leicht auseinanderlösen ließen. Darauf wurden

sie auf den Waageteller der Apparatur gestreut und der Saugkraftmessung unterzogen. Danach wurde Chloroform in die Apparatur geleitet, in dessen Atmosphäre die Blättchen abstarben. Nach $\frac{1}{2}$ Stunde wurde in der üblichen Weise die relative Dampfdruckerniedrigung der toten Blätter bestimmt und daraus der osmotische Druck derselben errechnet. Die Differenz zwischen diesem osmotischen Druck und der Saugkraft wurde, wie bisher üblich, dem Wanddruck gleichgesetzt. Die Tabelle 26 enthält die Ergebnisse dreier derartiger Versuche.

Tabelle 26. Bestimmung des Wanddruckes wachsender Zellen in Blattknospen von *Syringa vulgaris*.

	Sz in Atm.	Si in Atm.	W in Atm.
Protokoll Nr.: D 204 a _{1,2} —c _{1,2}			
a _{1,2}	8,32	9,74	+1,42
b _{1,2}	9,10	10,32	+1,22
c _{1,2}	8,96	9,91	+0,95

Es muß in diesem Zusammenhang jedoch daraufhingewiesen werden, daß diese Wanddruckberechnung nur richtig ist, wenn die Saugkraftformel: $S = P - T$ (Renner: 1915) oder in der Formu-

lierung Ursprungs (1916); $S_z = S_i - W$ die bestehenden Verhältnisse erfaßt. Das dürfte aber sowohl nach den Befunden Struggers (1934) als auch nach den von mir unternommenen und mitgeteilten Messungen nicht der Fall sein. Wahrscheinlich wird die beobachtete zusätzliche anosmotische Kraft beim Abtöten des Gewebes aufgehoben (sicher aber wenigstens verändert), so daß sie bei der Bestimmung von S_i nicht mit in die Berechnung eingeht. Deshalb dürften die errechneten Wanddrucke kleiner als die tatsächlich vorhandenen sein.

3. Die Widerstandserhöhung im Gefäßsystem bei hoher Beanspruchung desselben.

Im I. Abschnitt dieser Untersuchung konnte ich den Befund Köckemanns (1932), daß bei hoher Beanspruchung des Wasserleitungssystems einer Pflanze (*Syringa vulgaris*) eine Widerstandserhöhung in demselben auftritt, bestätigen (Tabelle 1). Ich konnte auch dort schon zeigen, daß diese Widerstandserhöhung vornehmlich das Gefäßsystem betrifft. Jedoch zeigten sich in der angewandten Methodik große Unsicherheiten, die den quantitativen Befund der dort mitgeteilten Versuche als ungesichert erscheinen lassen. Deshalb soll hier noch eine andere Beobachtung mitgeteilt werden, die die qualitative Aussage über die Erhöhung der Widerstände im Gefäßsystem bei hoher Beanspruchung desselben zu stützen vermag.

Die Versuche wurden Ende April 1937 durchgeführt. Als Versuchsobjekt wurden vorjährige 1—1,5 m lange *Fraxinus*-Zweige benutzt. Die Versuchsanordnung war der von Köckemann (1932) entsprechend. Die Saugkraft des transpirierenden Blattes, das also dem Gesamtsystem vorgeschaltet war, wurde mit der „verbesserten gravimetrischen Methode“ bestimmt. Außerdem wurden aber die während des Versuches auftretenden Änderungen der Gefäßdurchmesser gemessen. Zu diesem Zweck wurde nach den Angaben von Priestley (1935) die Rinde mit dem Kambium und den jüngsten Gefäßen von der Achse vorsichtig ein Stückchen weit abgelöst. (Kein Messer verwenden, keinen Druck auf die Gefäße der Achse ausüben!) Der entblößte Holzkörper wurde mit Paraffinöl eingestrichen und mit einem Deckglas bedeckt. Die Beobachtung erfolgte mit dem Mikroskop (Objektiv: 20×, Meßokular: 7×). Die Beleuchtung erfolgte längs der Achse von der Seite her. In dieser Anordnung ließ sich immer ein größeres intaktes Gefäß zur Beobachtung finden. Die Einstellung des Mikroskopes mußte auf die äußeren Konturen des Gefäßes erfolgen. Die Versuchsergebnisse sind in der Tabelle 27 zusammengestellt.

Tabelle 27. Widerstandsmessungen an abgeschnittenen Sprossen von *Fraxinus*.

Protokoll Nr.:	W 77	W 78	W 79
1. Saugkraft des transpirierenden Blattes in Atm.	5,8	6,2	5,9
2. Saugleistung in mm ³ /min.	44,2	56,9	51,3
3. Widerstand des Gesamtsystems $\left(W - \frac{\text{Saugkraft} \times 100}{\text{Saugleistung}} \right)$	13,12	10,90	11,50
4. Gefäßdurchmesser in mm ⁻³	80,6	88,8	87,0
5. Saugkraft des transpirierenden Blattes bei vorgeschaltetem Zusatzwiderstand in Atm.	12,4	14,1	13,8
6. Saugleistung bei vorgeschaltetem Zusatzwiderstand in mm ³ /min.	4,14	5,84	5,99
7. Widerstand des Gesamtsystems bei vorgeschaltetem Zusatzwiderstand $\left(W - \frac{\text{Saugkraft} \times 100}{\text{Saugleistung}} \right)$	237,90	241,47	230,29
8. Gefäßdurchmesser bei erhöhter Beanspruchung des Leitungssystems in mm ⁻³	71,2	78,6	79,4
9. Größe d. Zusatzwiderstandes (Pumpenmethode)	212,32	221,44	208,52
10. Widerstandserhöhung im System (= 7—3—9)	12,46	9,13	10,27

Auch die in der Tabelle 27 wiedergegebenen Messungen bestätigen an einem weiteren Versuchsobjekt die diesbezüglichen Meßergebnisse

Köckemanns (1932). Die Beobachtung der Gefäßdurchmesser ließ bei hoher Beanspruchung des Leitungssystems analog zu den Messungen von Bode (1923) eine Kontraktion deutlich erkennen. Sie betrug in meinen Versuchen an *Fraxinus*-Zweigen bei Vorschaltung des hohen Gelatinewiderstandes etwa 10 % des Gefäßdurchmessers.

Es lag nun sehr nahe, die gemessenen Widerstandserhöhungen im Gesamtsystem mit der bei Gültigkeit des Hagen-Poiseuille'schen Gesetzes aus der Durchmesseränderung der Gefäße zu errechnenden zu vergleichen. Da nach diesem Gesetz der Widerstand der vierten Potenz des Radius umgekehrt proportional ist, so errechnete sich die Widerstandserhöhung im Versuch W 77 zu $5,4 \text{ Atm.} \cdot 10^2 \cdot \text{min.} \cdot \text{mm}^{-3}$ in Versuch W 78 zu $7,9 \text{ Atm.} \cdot 10^2 \cdot \text{min.} \cdot \text{mm}^{-3}$ und Versuch W 79 zu $6,2 \text{ Atm.} \cdot 10^2 \cdot \text{min.} \cdot \text{mm}^{-3}$.

Vergleichen wir diese errechneten Widerstandserhöhungen mit den für das Gesamtsystem experimentell gefundenen, so entfällt nach dieser Berechnung etwa die Hälfte der gefundenen Widerstandserhöhung auf das Gefäßsystem, wahrscheinlich aber noch mehr, da das Gesetz für das betrachtete Leitungssystem nicht umfassend ist. Jedenfalls bestätigen diese Versuche die in den Versuchen der Tabelle 1 ermittelten Ergebnisse, daß bei hoher Beanspruchung des Wasserweges in der Pflanze eine bedeutende Widerstandserhöhung im Gefäßsystem auftritt. Weiter vermögen die zuletzt mitgeteilten Versuche diese Widerstandserhöhung qualitativ auf die bei hoher Beanspruchung auftretenden Gefäßverengungen als mechanische Ursache zurückzuführen. Dieser Befund entspricht ganz den auf Grund der Kohäsionstheorie in den Leitungsbahnen zu erwartenden Verhältnissen.

V. Abschnitt:

Zusammenfassung der Untersuchung.

1. Die an den Saugkraftmeßmethoden bisher geübte Kritik einerseits und eigene, in sich widerspruchsvolle diesbezügliche Messungen andererseits machten eine grundsätzliche methodische Untersuchung notwendig, die jeder quantitativ vergleichenden Fragestellung vorausgehen mußte.

2. Die Beziehungen zwischen dem osmotischen Druck und der relativen Dampfdruckerniedrigung einer Lösung ergeben grundsätzlich zwei methodische Möglichkeiten der Saugkraftmessung. Von den diesen zwei Möglichkeiten entsprechend bisher ausgearbeiteten Methoden wurden vornehmlich die „vereinfachte Methode“ und die „Kapillarmethode“

Ursprungs und die „gravimetrische Methode“ Arcichovskijs auf ihre Zuverlässigkeit und ihre prinzipielle Möglichkeit untersucht.

3. Nachdem Messungen mit der „gravimetrischen Methode“ an *Impatiens*-Blättern offenbar zu niedrige Saugkräfte ergeben hatten, wurden Modellversuche mit dieser Methode angestellt. Sie ergaben, daß der Untersuchungsraum infolge der geringen Geschwindigkeit der Diffusionsvorgänge lange Zeit in jedem Versuch dampfuntersättigt bleibt. Zu einer sinnvollen Messung ist eine Versuchsdauer von 10 Stunden erforderlich (bei Arcichovskij nur $\frac{1}{2}$ Stunde). Das Einstellen der Apparatur in einen Thermostaten mit $0,1^{\circ}$ C nicht übersteigenden Temperaturschwankungen genügte nicht, um konstante Temperaturverhältnisse zu schaffen. Bei der Messung an lebendem Gewebe ist eine Temperaturkontrollmessung erforderlich. Die Methode ergibt bei Messungen an lebenden Geweben allgemein zu niedrige Saugkraftwerte. Die Fehlerquelle, die die von Arcichovskij ermittelten, offenbar viel zu hohen Saugkräfte vortäuschte, ist in meinen Untersuchungen nicht sichtbar geworden.

4. Die während der Untersuchung der „gravimetrischen Methode“ ermittelten Fehlerquellen wirkten sich bei den Modellversuchen mit der „Kapillarmethode“ Ursprungs entsprechend in entgegengesetzter Richtung aus. Eine Dampfsättigung des Untersuchungsraumes war sowohl in den Versuchen von Ursprung und Blum als auch in meinen Versuchsanstellungen nach 3—5 Stunden erreicht. Gleichmäßig abgestufte Lösungskonzentrationen ergaben keine proportionalen Längenänderungen der Kapillarenflüssigkeitssäulen. Eine Zuordnung des zu untersuchenden Objektes zu einer der Lösungskonzentrationen der Kapillarenflüssigkeiten ist weder nach den Modellversuchen von Ursprung und Blum noch den von mir vorgenommenen Messungen immer eindeutig möglich. Die Verwendung einer Vergleichskapillare gleicht die Fehler nicht aus.

Die Methode setzt eine verhältnismäßig große, für den Dampfaustausch widerstandsfreie Oberfläche des zu untersuchenden Objektes gegenüber den Kapillarenoberflächen voraus. Diese Bedingung erfüllen die lebenden pflanzlichen Gewebe nicht, weshalb die an diesen Objekten mit der „Kapillarmethode“ erfolgenden Messungen ganz allgemein zu hohe Saugkraftwerte ergeben.

5. Es wurden verschiedene Möglichkeiten, die Saugkraft eines Gewebes über den Dampfdruck zu bestimmen, untersucht. Versuche mit verschiedenen Hygrometern (auch solche mit anderen Kapillarenanordnungen, die in der vorliegenden Arbeit nicht beschrieben wurden),

und mit dem Zeiss-Interferometer versuchte Messungen der Konzentrationsänderungen der Vergleichslösungen führten nicht zum Ziel.

6. Es wurde die unmittelbare Messung der relativen Dampfdruckerniedrigung versucht. Die Tatsache, daß jeder Massenaustausch mit einem Energieaustausch verbunden ist, bot zwei Möglichkeiten, nach denen entweder der Massen- oder der Energieaustausch des zu untersuchenden Objektes in einer Atmosphäre bekannten Dampfdruckes zu beobachten war. Diese zwei Möglichkeiten führten zur Ausarbeitung zweier Methoden.

7. Die „energetische Methode“ zur Messung der relativen Dampfdruckerniedrigung hat ihre theoretische Grundlage in der zweiten dieser beiden Möglichkeiten. Die entwickelte Apparatur wird beschrieben. Die Messungen an Modellen (mit Rohrzuckerlösungen getränkte Filtrierpapiere) verliefen erwartungsgemäß. Messungen an Blättern ergaben offensichtlich zu hohe Saugkräfte für die untersuchten Gewebe. Weitere Modellversuche (Einschaltung eines Diffusionswiderstandes zwischen Objekt und Meßsystem bzw. Verkleinerung der Oberfläche des Objektes) erbrachten den Beweis, daß die sowohl mit dieser Methode als auch die mit der „Kapillarmethode“ an lebenden pflanzlichen Geweben vorgenommenen Saugkraftmessungen zu hohe Werte ergaben. Es wird auf die Bedeutung der hier beschriebenen Apparatur für weitere zu unternehmende Messungen von relativen Transpirationswiderständen hingewiesen.

8. Die „Massenaustauschmethode“ zur Messung der relativen Dampfdruckerniedrigung lebender pflanzlicher Gewebe beruht auf der Beobachtung des Massenaustausches zwischen dem zu untersuchenden Objekt und der Atmosphäre bekannten Dampfdruckes im Temperaturgleichgewicht. Experimentell waren drei Aufgaben zu lösen: erstens mußte der Massenaustausch beobachtbar, zweitens mußte eine das Objekt umgebende Atmosphäre genau bekannten Dampfdruckes hergestellt und drittens mußte die Temperatur des zu untersuchenden Objektes genau gemessen werden. Die angewandte Apparatur wird beschrieben. Die mit dieser Methode unternommenen Modellversuche zeigten eine hohe Empfindlichkeit der Methode. Auch ein eingeschalteter Diffusionswiderstand beeinflusste das Meßresultat nicht, so daß die bei der „Kapillarmethode“ und der „energetischen Methode“ ermittelte diesbezügliche Fehlerquelle bei der „Massenaustauschmethode“ ausfällt.

Der mittlere Fehler wurde nach der Gaußschen Methode aus 10 Versuchen bei Verwendung eines mit 0,5 mol Rohrzuckerlösung getränkten Filtrierpapierses als Versuchsobjekt zu $\pm 0,00741$ mol Rohrzuckerlösung,

bei entsprechender Verwendung eines mit 0,2 mol Rohrzuckerlösung getränkten Filtrierpapierses zu $\pm 0,0085$ mol Rohrzuckerlösung bestimmt. Der größte Fehler betrug im ersten Fall $+ 0,010$ mol RZLsg. bzw. $- 0,012$ mol RZLsg.; im zweiten Fall $+ 0,012$ mol RZLsg. bzw. $- 0,011$ mol RZLsg.

Die Messungen an lebenden Geweben mit dieser Methode brachten in bezug auf die Empfindlichkeit keine Abweichungen von den entsprechenden Modellversuchen, so daß sie weitgehend als gesichert anzusehen sind. Die ermittelte Kurve des Massenaustausches in Abhängigkeit von dem Dampfdruckpotential zwischen dem zu untersuchenden Gewebe und der dieses umgebenden Atmosphäre ergab bei Blättern, daß diese der Wasserdampfaufnahme einen größeren Widerstand entgegensetzen als der Wasserdampfabgabe. Dieser Befund steht mit der diesbezüglichen behauptenden Aussage Arcichovskijs im Gegensatz.

9. Es wird eine „verbesserte gravimetrische Methode“ beschrieben und deren Meßergebnisse mit denen der „Massenaustauschmethode“ verglichen. Die beiden Methoden zeigen innerhalb des größeren Fehlerbereiches der „verbesserten gravimetrischen Methode“ eine gute Übereinstimmung.

10. Die in der Literatur erhobenen Einwände gegen die „vereinfachte Methode“ von Ursprung und Blum und eigene hier mitgeteilte Beobachtungen zeigen die großen durch die morphologischen Eigenschaften der untersuchten Gewebe bedingten Fehlerquellen der Methode. Vergleichsmessungen mit der „Massenaustauschmethode“ und der „vereinfachten Methode“ ergaben, besonders bei jungen Blättern, bedeutende Differenzen in den Meßergebnissen.

11. Es konnte ein bedeutender, die Saugkraft der Zellen mitbestimmender Faktor sichtbar gemacht werden, der durch die physiologischen Eigenschaften der Zellen bzw. Gewebe bedingt ist. Die Längenänderung der zur Messung nach der „vereinfachten Methode“ benutzten Gewebestreifen erwies sich in solchem Maß von der CH und der Temperatur des Osmoticums abhängig, daß durch die systematische Änderung dieser Faktoren den osmotisch bedingten Längenänderungen größenordnungsmäßig gleiche Änderungen der Streifenlängen erzielt werden konnten. Der Einfluß der CH des Osmoticums wurde auch in Versuchen zur Bestimmung des osmotischen Wertes der Zellen nach Höflers plasmometrischer Methode beobachtet. Dieser Befund macht alle osmotischen Methoden für Messungen an lebenden Geweben und Zellen prinzipiell unmöglich, wenn nicht die beobachteten Phänomene

meßbar gemacht werden können und bei den mit einer osmotischen Methode vorgenommenen Messungen berücksichtigt werden.

12. Die Längeneinstellung der Gewebestreifen in Abhängigkeit von der CH des Osmoticums erfolgte in allen untersuchten Fällen in einer zwei- oder mehrgipfeligen Kurve. Das Minimum bei etwa $\text{pH} = 5$ hat sicher Beziehungen zum IEP. Das Vorkommen mehrerer Minima stützt die Ansicht, daß mit der Vorstellung nur eines IEP in der Zelle nicht auszukommen ist.

13. Als Natur der die Längenänderungen in Abhängigkeit von der CH und der Temperatur bedingenden zusätzlichen, anosmotischen Kraft wird Quellung und Elektroendomose angenommen. Eingehende diesbezügliche zellphysiologische Untersuchungen müssen weitere Aufklärung darüber bringen.

14. Die Saugkraft wassergesättigter Gewebe (Blätter von *Convolvulus*, *Zea Mays*, Nadeln von *Pinus*) wurde mit der „Massenaustauschmethode“ im Gegensatz zu allen früheren in der Literatur angegebenen Messungen und im Gegensatz zu den eigenen mit der „vereinfachten Methode“ vorgenommenen Messungen praktisch gleich Null gemessen.

15. Der Wanddruck wachsender Zellen wurde aus den mit der „Massenaustauschmethode“ ermittelten Werten für S_z und S_i immer positiv gefunden.

16. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit ist es wahrscheinlich, daß der Wanddruck wachsender Zellen noch größer ist, als er mit der angewandten Methode ermittelt werden konnte.

17. Es wird darauf hingewiesen, daß die Saugkraftformel $S = P - T$ bzw. $S_z = S_i - W$ die den Wasseraustausch einer Zelle bestimmenden Faktoren nicht alle enthält.

18. Die von Köckemann im Gesamtsystem eines abgeschnittenen Sprosses bei hoher Beanspruchung der Wasserleitungsbahnen ermittelte Widerstandserhöhung wird durch meine diesbezüglichen Versuche bestätigt. Die gleichzeitige Messung der für die Gefäße allein maßgebenden Druckpotentiale zeigte, daß die beobachtete Widerstandserhöhung im Gesamtsystem vornehmlich auf das Gefäßsystem entfällt.

19. Außerdem wurde gleichzeitig eine Durchmesser verringering der Gefäße bei deren erhöhter Beanspruchung beobachtet. Eine vergleichende Rechnung bestätigte den erwähnten Befund der Widerstandserhöhung im Gefäßsystem und ließ die beobachtete Durchmesser verringering als die mechanische Ursache der Widerstandserhöhung erkennen.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1934—1937 im Botanischen Institut der Friedrich Schiller-Universität in Jena durchgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Renner, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit, für sein stetes Interesse am Fortgang der Untersuchungen und für die Zurverfügungstellung der Institutsmittel.

Jena, Oktober 1937.

Literaturverzeichnis.

- Arcichovskij, V., Untersuchungen über die Saugkraft der Pflanzen. I—V. *Planta* **14**, 517 (1931). — Bennet-Clark, T. A., Greenwood, A. B., and Barker, J. H., Water relations and osmotic pressures of plant cells. *The New Phytologist* **35**, 277 (1936). — Blum, G., Neuere osmotische Untersuchungen an der Pflanzenzelle. *Bull. de la Soc. de Fribourg, sc. nat.* **25**, 80 (1921). — Ders., Untersuchungen über die Saugkraft einiger Alpenpflanzen. *Beih. z. Bot. Zentralbl.* Abt. I, **43**, 1 (1926). — Ders., Osmotische Untersuchungen in Java. *I. Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **43**, 550 (1933). — Bode, H. R., Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **62**, 92 (1923). — Bonte, H., Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. *Protoplasma* **22**, 209 (1934). — Brauner, L., Über den Einfluß der Saugspannung auf die Wasserpermeabilität toter und lebender Gewebe. *Protoplasma* **22**, 539 (1935). — Brewig, A., Ein Beitrag zur Analyse des Transpirationswiderstandes. *Planta* **20**, 734 (1933). — Ders., Die Regulationserscheinungen bei der Wasseraufnahme und die Wasserleitgeschwindigkeit in *Vicia Faba*-Wurzeln. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**, 803 (1936a). — Ders., Beobachtungen über den Einfluß der Sproßsaugung auf die Stoffdurchlässigkeit der Wurzel. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **59** (80) (1936b). — Buhmann, A., Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. *Protoplasma* **23**, 579 (1935). — Dies., Untersuchungen an Epidermiszellen von *Bergenia cordifolia*. Ein Beitrag zur Frage der Volumkontraktion der Zellen bei Plasmolyse. *Protoplasma* **27**, 114 (1937). — Chu, Chien-Ren, Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor. *Flora* **130**, 384 (1936). — Darwin, Fr., and Acton, *Physiology of Plants*. Cambridge 1895. — v. Dellingshausen, M., Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Quellwirkung und Permeiervermögen der Elektrolyte. *Planta* **21**, 51 (1933). — Dixon, H. H., Über die Saugkraft. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* **48**, 428 (1930). — Ernest, E. G. M., Suction-pressure gradients and the measurement of suction-pressure. *Ann. of Bot.* **45**, 717 (1931). — Dies., Studies in the suction-pressure of plantcells, II. *Ann. of Bot.* **48**, 293 (1934a). — Dies., The effect of intercellular pressure on the suction-pressure of cells. *Ann. of Bot.* **48**, 915 (1934b). — Dies., Factors rendering the plasmolytic method inapplicable in the estimation of osmotic values of plant cells. *Plant Physiology* **10**, 553 (1935). — Errera, L., Une expérience sur l'ascension de la sève chez les plantes. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **25**, 2. partie (1886). — Füsser, R., Die Transpiration und die Transpirationswiderstände verschiedener Pflanzentypen. *Planta* **19**, 485 (1933). — Gamma, H., Zur Kenntnis der Saugkraft und des Plasmolysewertes der Submersen. *Protoplasma* **16**, 489 (1932). — Gehler,

- S. M. G., Über das gegenseitige Verhalten von Saugkraft und Grenzplasmolysewert. Diss. Freiburg (Schw.) (1930). — Girard, P., Osmose électrique des tissus et des cellules sur le vivant. *Protoplasma* **16**, 612 (1932). — Gradmann, H., Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums, I. Jahrb. f. wiss. Bot. **69**, 1 (1928). — Ders., dgl. II. Jahrb. f. wiss. Bot. **71**, 669 (1928). — Ders., Über die Messung von Bodensaugwerten. Jahrb. f. wiss. Bot. **80**, 92 (1934a). — Ders., Saugwertbestimmung an Böden als Grundlage für das Verständnis des pflanzlichen Wasserhaushalts. *Nova Acta Leopoldina* **1**, 601 (1934b). — Grahle, A., Vergleichende Untersuchungen über strukturelle und osmotische Eigenschaften der Nadeln verschiedener Pinusarten. Jahrb. f. wiss. Bot. **78**, 203 (1933). — Härtel, O., Pflanzenökologische Untersuchungen an einem xerothermen Standort bei Wien. Jahrb. f. wiss. Bot. **83**, 1 (1936). — Harder, R., Über den Wasser- und Salzgehalt und die Saugkräfte einiger Wüstenböden Beni Unifs (Algerien). Jahrb. f. wiss. Bot. **72**, 665 (1930). — Hayoz, C., Beiträge zur Kenntnis der Saugkraft des Efeublattes. Diss. Freiburg (Schweiz) (1923). — Heilig, H., Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Ztschr. f. Bot. **24**, 225 (1931). — Höfler, K., Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse und eine Methode zur Bestimmung der Wasserpermeabilität des Protoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot. **73**, 300 (1930). — Honert, T. H. van den, Eine Methode zur Bestimmung von osmotischen Größen mittels der Dampfspannung. 7^{de} Ned.-Ind. Natuurw. Congres. Biol. Sect., 482 (1936). — Huber, Br., Transpiration in verschiedener Stammhöhe. Ztschr. f. Bot. **15**, 465 (1923). — Huber, Br., und Höfler, K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. — Jahrb. f. wiss. Bot. **73**, 351 (1930). — Huber, Br., Referat über die Arbeiten von Ernest (1931) und Archovskij und Mitarbeiter (1931). Ztschr. f. Bot. **25**, 194 (1932). — Kaczmarek, A., Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. *Protoplasma* **6**, 209 (1929). — Katz, S. R., Kolloidchemische Beihefte **9**, 64 (1914). — Köckemann, A., Vergleichend-messende Untersuchungen von Saugspannungen, Saugleistungen und Widerständen bei der Wasserleitung der Pflanzen. *Planta* **17**, 669 (1932). — Köhlein, E., Untersuchungen über die Höhe des Wurzelwiderstandes und die Bedeutung aktiver Wurzeltätigkeit für die Wasserversorgung der Pflanzen. *Planta* **10**, 381 (1930). — Lambrecht, E., Beitrag zur Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen des Flachlandes. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen **17** (1929). — Landolt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen. 5. Aufl., Berlin (1923). — Laué, E., Untersuchungen an Pflanzenzellen im Dampfraum. *Flora* **132**, 193 (1938). — Malin, P. B., Zur Kenntnis der Saugkraft der Koniferennadeln. *Protoplasma* **14**, 360 (1931). — Molz, F. C., A study of suction force by the simplified method. *Amer. Journ. of Bot.* **13**, 433 (1926). — Nathanson, A., Der Stoffwechsel der Pflanzen. Lpz. (1910). — Nold, Die Funktion der Blase von *Utricularia vulg.* Beih. z. Bot. Zentralbl. **52**, 415 (1934). — Oppenheimer, H. R., Dehnbarkeit und Turgor-dehnung der Zellmembran. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **48**, 192 (1930a). — Ders., Kritische Betrachtungen zu den Saugkraftmeßmethoden von Ursprung und Blum. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **68**, 130 (1930b). — Ders., Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ebenda **50a**, 185 (1932). — Ders., Untersuchungen zur Kritik der Saugkraftmessungen. *Planta* **18**, 525 (1933). — Ders., Remarks on two critical contributions concerning methods used in plant physiology. *The Palestine Journ. of Bot. a. Horticultural Sc.* **1**, 84 (1936). — Pisek, A.,

und Cartellieri, Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **75**, 195 (1932 a). — Dies., desgl. II. Schattenpflanzen. Ebenda **75**, 643 (1932 b). — Dies., desgl. III. Alpine Zwergsträucher. Ebenda **79**, 131 (1934). — Pringsheim, E. G., Überlegungen zur Physik der Transpirationseinschränkung. Lotos **75**, 1 (1927). — Ders., Die Bedeutung der Zellwand für den Wasserhaushalt der Pflanzen. Naturwissenschaften **19**, 697 (1931 a). — Ders., Untersuchungen über Turgordehnung und Membranbeschaffenheit. Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 749 (1931 b). — Priestley, Science Progress Nr. **117**, 42 (1935). — Regli, P. E., Zur Kenntnis der Saugkraft von Laubholzgewächsen. Beih. z. Bot. Zentralbl. **51**, 541 (1933). — Rehm, S., Untersuchungen über den Wassertransport in *Impatiens balsamina* L. und *Impatiens Roylei* Walp. Planta **23**, 384 (1934). — Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora **100**, 451 (1910). — Ders., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora **103**, 171 (1911). — Ders., Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung I und II. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **30**, 576 und 642 (1912). — Ders., Wasserversorgung der Pflanzen. Hdw. d. Naturw., Jena (1915 a). — Ders., Erwiderung auf den Aufsatz von A. Ursprung über Filtration und Hebungskraft. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **33**, 280 (1915 b). — Ders., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 617 (1915 c). — Ders., Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **36**, 172 (1918). — Ders., Die Porenweite der Zellhäute in ihrer Beziehung zum Saftsteigen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **43**, 207 (1925 a). — Ders., Zum Nachweis negativer Drucke im Gefäßwasser bewurzelter Holzgewächse. Flora **118—119**, 402 (1925 b). — Ders., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten. Mit einem Anhang: Zu den osmotischen Zustandsgrößen. Planta **18**, 225 (1932). — Ders., Wasserzustand und Saugkraft. Planta **19**, 644 (1933). — Riede, R., Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora **114**, 117 (1921). — Ruge, U., Untersuchungen über den Einfluß des Hetero-Auxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. Ztschr. f. Bot. **31**, 1 (1937). — Seybold, A., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse I. Planta **13**, 18 (1931 a). — Ders. und Füsser, K., desgl. II. Planta **14**, 77 (1931 b). — Ders., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse III. Planta **14**, 386 (1931 c). — Ders., Zur Klärung des Begriffes Transpirationswiderstand. Planta **21**, 351 (1934). — Shull, Th. A., Measurement of the surface forces in soils. Bot. Gaz. **62**, 1 (1916). — Schoch-Bodmer, Ber. Schweiz. Bot. Ges. **45**, 62 (1936). — Schweitzer, E., Cellophan im Dienste der Feuchtigkeitsmessung. Naturwissenschaften **21**, 784 (1933). — Stern, K., Über negative Osmose und verwandte Erscheinungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **37**, 334 (1919). — Strugger, S., Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. naturw. Klasse, Abt. I, **137**, 143 (1928). — Ders., Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasmatischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 406 (1934). — Ulehla, VI., Die Quellungsgeschwindigkeit der Zellkolloide als gemeinschaftlicher Faktor in Plasmolyse, Plasmoptyse und ähnlichen Veränderungen des Zellvolumens. Planta **2**, 618 (1926). — Ders., Vorversuche zur Kultur des Pflanzengewebes. I. Das Wasser als Faktor der Gewebekultur. Arch. exp. Zellforschung **6**, 370 (1928). — Urquhart and Williams, The moisture relations of cotton. The taking up of water by raw and soda-boiled cotton at 20° C. The Textile Institute XV, Nr. **3**, 138 (1924). — Ursprung, A., und Blum, G., Zur Methode der Saugkraftmessung. Ber. d.

Dtsch. Bot. Ges. **34**, 525 (1916 a). — Dies., Zur Kenntnis der Saugkraft. Ebenda **34**, 539 (1916 b). — Ursprung, A., Über den Einfluß der Erwärmung untergetauchter Sprosse auf die Wasseraufnahme. Ebenda **36**, 514 (1918 a). — Ursprung, A., und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft. II. Ebenda **36**, 577 (1918 b). — Dies., Besprechung unserer bisherigen Saugkraftmessungen. Ebenda **36**, 599 (1918 c). — Dies., desgl. III. Ebenda **37**, 453 (1919). — Ursprung, A., Über die gegenseitigen Beziehungen der osmotischen Zustandsgrößen. *Planta* **2**, 640 (1926). — Ursprung, A., und Blum, G., Eine Methode zur Messung der Saugkraft von Hartlaub. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **67**, 334 (1927). — Dies., Zwei neue Saugkraftmeßmethoden. I. Die Kapillarmethode zur Messung der statischen Saugkraft von Flüssigkeiten, Querkörpern und Böden. II. Die Hebelmethode zur Messung der Saugkraft von Hartlaub und anderen schwierigen Objekten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **72**, 254 (1930 a). — Ursprung, A., Zur Terminologie und Analyse der osmotischen Zustandsgrößen. Anhang: Die Saugkraft der Submersen. *Ztschr. f. Bot.* **23**, 138 (1930 b). — Ders., Über die Beziehungen zwischen der Wasserbilanz und einigen osmotischen Zustandsgrößen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **42**, 225 (1933 a). — Referat über die Arbeit von Köckemann, A. *Ztschr. f. Bot.* **26**, 182 (1933 b). — Ders., Osmotic Qualities of Plants in given Phases. *Plant Physiology* **10**, 115 (1935). — de Vries, Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. *Bot. Ztg.* **37**, 650 (1879). — Walter, H., Besitzen isosmotische Lösungen stets die gleiche relative Dampfspannung? *Jahrb. f. wiss. Bot.* **74**, 291 (1931 a). — Ders., Besprechung über Ursprung und Blum, Zwei neue Saugkraftmeßmethoden. *Ztschr. f. Bot.* **24**, 329 (1931 b). — Ders., Die Hydratur der Pflanze. Jena (1931 c). — Washburn and Heuse, The measurement of vapour pressure Lowering by the air saturation method. *Journ. of the American Chemical Society* **37**, 309 (1915). —

Die umfassende Darstellung von Ursprung: „Die Messung der osmotischen Zustandsgrößen pflanzlicher Zellen und Gewebe“ in Abderhaldens *Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden* (1938) ist erst nach dem Abschluß der im November 1937 als Dissertation eingereichten Arbeit erschienen.

Kurze Mitteilungen über *Oenothera*.

III. Über *gigas*- und *hemigigas*-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des *cruciata*-Merkmals.

Von O. Renner.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 3 Abbildungen im Text.

I. Entstehung von *hemigigas* und *gigas*.

Früher (1933, S. 136 und vorher) habe ich über 6 Fälle berichtet, in denen an der Entstehung triploider Formen diploide, nichtreduzierte Embryosäcke beteiligt waren, 2 Fälle (davon einer mit 2 Individuen), in denen die Pollenkörner diploid waren, und keinen Fall von dispermer Befruchtung. Seitdem sind mir mehrere Pflanzen begegnet, die dem zweiten Typus angehören, und auch die dritte Möglichkeit habe ich verwirklicht gefunden. Die Chromosomenzahlen wurden nicht mehr bestimmt, weil die Beschaffenheit des Pollens (bei *gigas* fast durchweg 4lappig, bei *hemigigas* 3- und 4lappig mit vielen ganz leeren Körnern) zusammen mit dem Fruchtbarkeitsgrad (*hemigigas* bildet bei Selbst- wie bei Fremdbefruchtung sehr wenige keimfähige Samen, *gigas* ist gut fruchtbar) und mit der Größe der Körperglieder ein zuverlässiges Kriterium darstellt (vgl. allerdings unten S. 226).

1. Entstehung von *hemigigas* aus nichtreduziertem Embryosack.

Oe. pictirubi-laeta aus *Oe. (atrovirens* \times *biennis* München) *pictirubata* *cruciat* \times *r-Lamarckiana-cruciata* (früher *r-fallax-cruciata* genannt); 1938/233. Neben etwa 40 normalen Pflanzen eine große *pictilaeta*-artige *hemigigas* mit *cruciaten* Blüten, nicht getupft, also nicht [*gaudens* + *velans*] enthaltend. Nerven tiefrot, Blüten ziemlich klein, also eher [*pingens* + *R-rubens*] \cdot *r-gaudens* als *pingens* \cdot 2 *r-gaudens*; rotnervig

müßte die Form auch dann sein, wenn sie 2 *gaudens* enthielte, weil *pingens* Rotnervigkeit vererbt.

Daß Genomverdoppelung in der ♀ Gamophase nach der Reduktionsteilung vorkommen kann, wie Rhoades (1933) beim Mais beobachtet hat, ist für *Oenothera* nicht bekannt.

2. Entstehung von *hemigigas* und *gigas* aus nichtreduzierten Pollenkörnern.

1. *Oe. albi-rigirubata* aus *Oe. biennis* Luckenwalde \times (*ammophila* \times *biennis*) *rigirubata* F₂ (vgl. 1937 a, S. 217, Nr. 803), 3 sehr kräftige *hemigigas* neben 25 *biennis*, wie vergrößerte *rigirubata* oder *rigilaeta*, blaßbrotnervig, mit stark getupftem Stengel. Die Stengeltupfung weist darauf hin, daß der sonst streng polleninaktive Komplex *rigens* in den betreffenden Pollenkörnern, zusammen mit dem R übertragenden Komplex *rubens*, aktiv geworden ist.

2. *Oe. rigi-rigirubata* aus *Oe. (germanica* \times *biennis*) *rigirubata*, Spontanbastard von Luckenwalde, selbst; 1936/135, vgl. R. 1937 a, S. 217, Nr. 800. Neben 42 normalen *rigirubata* eine *hemigigas*, nach dem Habitus eher mit 2 *rigens* als mit 2 *rubens* ausgestattet, also wohl als *rigens* \cdot [*rigens* + *rubens*] entstanden. Früchte groß und dick, fast wie bei den *gigas*-Formen, viel größer als die immer schwächtigen Früchte des normalen Bastards.

3. *Oe. rigi-rigirubata* (?) aus *Oe. (ammophila* \times *biennis*) *rigirubata* D, Spontanbastard von Luckenwalde, Absaat von Wildsamen; 1937/166, vgl. R. 1938, S. 104, Nr. 1075. Neben 39 normalen *rigirubata* 4 *hemigigas*, mit großen dicken Früchten. Vielleicht von derselben Zusammensetzung wie die vorhergehende. Daß die *rigirubata* oft 4lappige Pollenkörner hat, ist mir schon früher aufgefallen, und das Auftreten der *albi-rigirubata* macht es sicher, daß nichtreduzierte Pollenkörner aktiv werden.

4. *Oe. ammophila-hemigigas*, und zwar vermutlich *rigi-rigipercurva*, nicht *rigipercurvi-percurva*, aus selbstbestäubter *Oe. ammophila* Helgoland, einzige heteroploide Pflanze, seit der Stamm in Kultur genommen ist: 1933/1. Sehr groß, heller grün als die normalen, mit weniger schiefem Hauptstengel und weniger stark nickenden Gipfeln. Wäre *percurvans* doppelt vorhanden, so sollte die Pflanze stärker nicken.

5. *Oe. biennis-hemigigas*, und zwar vermutlich *albi-albirubata*, nicht *albirubi-rubata*, aus Wildsamen von *Oe. biennis* vom Saalbahnhof bei Jena, 7 Stück neben 63 normalen; 1935/178, vgl. R. 1937 a, S. 214, Nr. 709. Die Nerven waren fast farblos, was auf Verdoppelung von *albicans*, nicht von *rubens* hinweist, und dann müssen die beteiligten Pollenkörner, nicht die Embryosäcke, nichtreduziert gewesen sein.

6. *Oe. rubi-albiflava* aus *Oe. Lor M R-rubiflexa* \times *suaveolens*; 1933/160. Neben 6 Lor Lor M Fl-*flexiflava*, teilweise stark gelbscheckig, und 42 m R-*rubiflava*, teilweise hellgrünscheckig, eine *hemigigas* mit etwa 21 Chromosomen, der *rubiflava* sehr ähnlich, nicht marginat, nicht nickend, also sicher nicht *flectens* enthaltend, nach dem Habitus am ehesten *rubens* \cdot [*albicans* + *flavens*], kaum *rubens* \cdot 2 *flavens*. Laub nicht gescheckt, selbstbestäubte Blüten keine Frucht ansetzend, aus spontaner Bestäubung entstandene Früchte ziemlich groß.

7. *Oe. rubi-lactivelutina* aus *Oe. M R-rubiflexa* *cruciat* \times *r-Lamarckiana-cruciata* (früher als *fallax-cruciata* bezeichnet); 1938/242. Neben normaler R-*rubens* \cdot r-*velans* zwei *hemigigas*, wie vergrößerte *rubi-velutina*; nicht marginat und nicht nickend, also nicht *flectens* enthaltend; getupft, also *velans* enthaltend; mit ziemlich schwach gefärbtem Kelch, also nicht zwei *velans* enthaltend; somit R-*rubens* \cdot [*gaudens* + *velans*].

8. *Oe. pictirubi-albirubata* aus *Oe. pictirubata-gigas* \times *biennis* München; 1937/81. Eine einzige Pflanze, nicht gescheckt, erst 2-jährig blühend (1938), *gigas*, dem Bastard aus *pictirubata-gigas* \times *biennis-gigas* gleichend, also aus einem diploiden [*albicans* + *rubens*]-Pollenkorn entstanden.

9. *Oe. pictirubi-albirubata* aus *Oe. pictirubata-gigas* \times *biennis-cruciata*; 1938/82. Eine einzige *gigas*, wie vorher, nicht gescheckt, breitkronig, als [*pingens* + *rubens*] \cdot [*albicans* + *rubens*] entstanden.

3. Entstehung von *hemigigas* durch disperme Befruchtung.

Oe. picti-rubirubata oder *picti-birubata* aus *Oe. atrovirens* \times *rubricaulis* Rossitten; 1937/145. Unter 72 *pictirubata* eine *hemigigas*, in der Tracht zwischen der normalen und der *gigas* stehend, breitkronig, nicht gescheckt. Hat kein M und kein Fl, enthält also nicht den Pollenkomplex *flectens* der *Oe. atrovirens*. Hat kein P, enthält also nicht den Eizellenkomplex *tingens* der *Oe. rubricaulis*. Folglich muß *rubens* doppelt vorhanden sein, was am ehesten durch disperme Befruchtung zustande kommen kann; daß solche vorkommt, hat Ishikawa (1918, S. 296) bei cytologischen Studien beobachtet. Befruchtung durch ein diploides Pollenkorn, bei dessen Entstehung die homöotypische Teilung unterblieben ist, würde allerdings die gleiche Wirkung haben; diese Anomalie ist aber nur von einer haploiden *Oe. franciscana* bekannt (Davis u. Kulkarni 1930, S. 73).

Wenn aus einer heterogamen Art bei Selbstbestäubung eine *hemigigas* hervorgeht, in der der Pollenkomplex — nicht wie oben von

Oe. ammophila und *biennis* berichtet der Eizellenkomplex — verdoppelt ist, so ist nicht zu entscheiden, ob die triploiden Individuen durch normale Befruchtung nichtreduzierter Embryosäcke oder durch disperme Befruchtung normaler Eizellen entstanden sind. Bis jetzt bin ich auf solche Fälle nicht gestoßen.

Brittingham u. Shull (1936) haben ganz kurz über das Auftreten von Triploiden in Kreuzungen von *Oe. (Onagra) Lamarckiana* und *franciscana* mit *Oe. (Raimannia) Drummondii* berichtet. Sie halten es für unwahrscheinlich, daß nicht-reduzierte Embryosäcke im Spiel sind, und denken eher an disperme Befruchtung oder gar an die Entstehung von Embryonen aus dem primären Endospermkern. Catcheside (1937, S. 576) spricht sich für die erste von den beiden Autoren abgelehnte Möglichkeit aus. — Wenn die heterozygotische *Oe. Lamarckiana* Mutter ist, läßt sich die Entscheidung, ob nichtreduziertes Ei oder zwei Spermakerne, mit Sicherheit treffen, falls die Bastarde genügend lebensfähig sind, bei der homozygotischen *Oe. franciscana* wird die Entscheidung schwerer sein. Der primäre Endospermkern kommt nicht in Betracht, weil er in dem 4kernigen Embryosack von *Oenothera* haploid ist.

4. Entstehung von *gigas* durch somatische Genomverdoppelung; diploid-tetraploide Chimären von *Oe. pictirubata*.

Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß *gigas* bei *Oenothera* durch das Zusammentreffen zweier diploider Keimzellen entsteht, muß nach den im Abschnitt 2 mitgeteilten Erfahrungen höher eingeschätzt werden als es früher (1933, S. 137 f.) geschah. Aber daß *gigas* gewöhnlich durch Genomverdoppelung in Körperzellen zustande kommt, bleibt doch außer Zweifel.

Zu den 6 früher (1933, S. 125 ff.) geschilderten Fällen ist ein neuer hinzugekommen, in dem die Entstehungsweise klar liegt. In der Kreuzung *Oe. biennis* München \times M-*Lamarckiana oblonga*-artig entstand eine weißnervige, nicht marginale *albivelutina-gigas*, ganz ähnlich der früher (S. 127) beschriebenen, mit dicken Blättern, dicken Knospen, dicken Früchten, doch kleineren Blüten (Kronblätter der F_3 , nicht mehr maximal, 30 mm lang und 40 mm breit). Wären [*albicans* + R-*rubens*] und [M-*gaudens* + R-*velans* + 1 überzähliges Chromosom] zusammengetroffen, so müßte die Pflanze rotnerviges und gleichzeitig marginales Laub haben. Die Beschaffenheit des Individuums läßt aber keinen Zweifel, daß es nur die Komplexe *albicans* und *velans* enthält. Die Tetraploidie ist also erst nach der Zygotenbildung zustande gekommen, als Amphidiploidie. Vielleicht hatte die Pflanze auch noch diploide Teile (vgl. unten S. 220 bei *pictirubata*), denn in der untersuchten Pollenprobe fanden sich neben 4lappigen auch zahlreiche 3lappige Körner. Die Blüten, die zur Selbstbestäubung verwendet wurden, müssen aber rein tetraploid gewesen sein, denn die F_2 war rein *gigas*.

Noch in einem dritten *albivelutina*-Stamm ist eine *gigas*-Pflanze gefunden worden, und zwar nach Selbstbestäubung (1936/32), so daß die Art der Entstehung nicht mit Sicherheit zu erkennen ist. Es handelt sich um eine Sippe, die nicht wie die normale *Oe. (biennis × Lamarckiana) albivelutina* die Zusammensetzung *p-albicans · P-velans* hat, sondern aus *P-albicans* und *p-velans* zusammengesetzt worden ist, und die infolge ihrer Herkunft recht kleine Blüten hat. Selbst bei der *gigas*-Form sind die Kronblätter gegen Ende der Blütezeit nur 25 mm lang und 27 mm breit.



Fig. 1. *Oe. (atrovirens × biennis) pictirubata* F₂. Rechts diploid, links tetraploid. Der Gipfel der *gigas*-Pflanze war einige Tage eingebeutelt gehalten worden, so daß nur Selbstbestäubung, keine Fremdbefruchtung hatte eintreten können, und die selbstbestäubten Blüten waren nach dem Welken abgefallen. 1934/138, 10. September.

Auch die *albivelutina-gigas*-Stämme B und C variieren sehr in der Blattbreite und in der Wüchsigkeit, wie der Stamm A (vgl. 1933, S. 127). Bei C kommen sehr niedrige Pflanzen mit sehr schmalen Blättern vor.

Früher (1933, S. 126f.) habe ich über eine *pictirubata-gigas* berichtet, die in der F₁ der Kreuzung *Oe. atrovirens × biennis* aufgetreten war. In derselben Verbindung, und zwar in der ersten wie in Folgegenerationen, ist diese Riesenform (Fig. 1) seitdem immer wieder beobachtet worden, in einer Häufigkeit, wie sie noch von keiner anderen *gigas*-Mutation bei *Oenothera* bekanntgeworden ist. Zudem erwies sich ein Teil der *gigas*-

Pflanzen als noch teilweise diploid (Fig. 2)¹⁾. Damit ist endgültig entschieden, daß die Verdoppelung der Genome nach der Befruchtung erfolgt; sehr früh in der Zygote, wenn die ganze Pflanze tetraploid erscheint, später, wenn die Pflanze aus diploiden und tetraploiden Teilen zusammengesetzt ist. Die Anordnung der beiderlei Elemente war sehr wechselnd. Zum Beispiel: Hauptsproß $4n$, Grundseitensprosse teils $4n$, teils $2n$; Hauptsproß $2n$,



Fig. 2. *Oe. pictirubata* F₂. Zur Hauptsache tetraploider Seitensproß, doch mit zwei diploiden Zweiglein, von denen der eine links besser zu erkennen ist als der andere halb verdeckte rechts. 1934/138, 10. September.

Grundseitensprosse $4n$; Pflanze im wesentlichen $4n$, einzelne Seitensprosse oder gar nur einzelne Blüten $2n$. Solche sektorialchimärischen Sprosse sind meistens leicht zu erkennen, mit Ausnahme der Fälle, in denen einzelne diploide Blüten in *gigas*-Blütenstände eingestreut sind, weil die Blütengröße auch bei gleicher Chromosomenzahl mitunter schwankt. Daß auch Periklinalchimären aus normalen und *gigas*-Anteilen vorkommen, ist nicht zu bezweifeln, aber eine anatomische Untersuchung, die die Frage klären würde, ist noch nicht ausgeführt. Daß Blüten, die für tetraploid gehalten waren, wenigstens teilweise haploide Keimzellen besaßen, zeigt der Ausfall verschiedener Bestäubungen; ob die betreffenden Blüten nur sektorial oder auch periklinal chimärisch waren, ist nicht bekannt, nur daß eine und dieselbe Blüte 4- und 3lappige Pollenkörner ent-

halten kann, ist beobachtet (vgl. unten S. 226)²⁾. Triploide Pflanzen haben natürlich in allen Pollensäcken 3- und 4lappige Körner nebeneinander; und zudem ist ihr Pollen zu einem besonders großen Teil ganz leer.

1) Eine teils diploide, teils tetraploide Pflanze hat schon Schwemmle (1928, S. 859 ff.) von der F₂ des Bastards *Eu-Oenothera Berteriana* \times *odorata* beschrieben.

2) Bei *Datura stramonium* hat Blakeslee dasselbe gefunden. Vgl. z. B. Bl. and Avery, 1937, S. 393. Auffällige Mißbildungen, wie sie Blakeslee bei seinen chimärischen „rough tetraploids“ findet, sind mir nicht vorgekommen. — Wenn Schwanitz (1938, S. 279) nach Colchicinbehandlung der Samen mitunter Pflanzen

Die Tabelle gibt Aufschluß über die Häufigkeit normaler, tetraploider und triploider Pflanzen unter der *pictirubata*; der Vollständigkeit wegen ist das Vorkommen der metaklinen *flexirubata* in den F_1 -Generationen mitaufgeführt. In der Tabelle gehören die Nummern 1 bis 6 der Kreuzung *atrovirens* \times *biennis* München an, bei 7 ist *biennis-cruciata* als Vater verwendet, bei 8 die aus R-*biennis* abgeleitete r-*biennis*, bei 9 *rubricaulis* Rossitten; 10—12 sind Abkömmlinge der F_1 von Nr. 1 und 2, 13 und 14 sind Kreuzungen von grüner mit albotunicater *pictirubata*; 15 und 16 sind durch Selbstbestäubung vermeintlich tetraploider, in Wirklichkeit diploider Blüten auf chimärischen *gigas*-Pflanzen gewonnen; 17 ist *atrovirens* mit *Lamarckiana*-Plastiden \times *biennis* München, 18—24 sind Folgegenerationen dieser Verbindung, 25—27 sind Abkömmlinge von *nanella*-Pflanzen aus 18.

Wie die Aufstellung zeigt, sind von 1611 Pflanzen 31 oder fast 2% *gigas*; triploid ist eine Pflanze auf rund $1\frac{1}{2}$ Tausend.

Generation	Vers.-Nr.	picta 2n	picta 4n	picta 3n	flexa 2n
1. F_1	25/98	45	—	—	—
2. "	31/353	139	1	—	2
3. "	35/249	51	2	—	1
4. "	36/277	47	1	—	1
5. "	37/47	10	—	—	1
6. "	38/65	190	2	—	5
7. "	26/201	38	—	—	—
8. "	26/141	34	—	—	—
9. "	37/145	72	—	1	—
10. F_2	26/160	24	—	—	—
11. "	33/38	24	—	—	—
12. "	34/138	73	12	—	—
13. "	37/47	29	—	—	—
14. F_3	38/62	58	—	—	—
15. "	36/74	47	1	—	—
16. "	36/75	30	—	—	—
17. F_1	35/217	62	—	—	—
18. F_2	36/207	47	2	—	—
19. "	36/213	55	1	—	—
20. F_3	37/49	70	2	—	—
21. "	37/51	75	1	—	—
22. "	37/53	71	—	—	—
23. F_4	38/57	93	3	—	—
24. "	38/85	65	—	—	—
25. F_3	37/55	41	1	—	—
26. "	37/56	19	1	—	—
27. F_4	38/63	70	1	—	—
		1579	31	1	

findet, die zwar vergrößerten Pollen haben wie die tetraploiden, aber in Blatt- und Blütengröße sich von diploiden nicht unterscheiden, und andere, die in anscheinenden *gigas*-Blüten nur normalen Pollen besitzen, so liegt es nahe zu prüfen, ob hier nicht monochlamydische Periklinalchimären vorliegen, deren Tracht durch die epidermale Komponente bestimmt wird. Daß Pflanzen, die nach der Größe ihrer Organe für tetraploid zu halten waren, nur diploide Nachkommenschaft brachten, ist mir bei *Oenothera* wiederholt begegnet, und schon hier ist die Vermutung aufgetaucht, daß wenigstens die Epidermis tetraploid sein könnte.

Wie alle anderen *gigas*-Formen von *Oenothera* zeichnet sich auch *pictirubata-gigas* durch die Charaktere aus, die Müntzing (1936, S. 282 ff.) allgemein für die tetraploiden Rassen anführt: langsame Entwicklung, Neigung zur Zweijährigkeit, dicker Stengel, hoher Wuchs, große, dicke, dunkelgrüne Blätter, späte Blütezeit, dicke Blütenknospen, große Blüten; die Vergrößerung der Blätter läßt auch die Zähnung des Blattrandes gröber erscheinen. Auch die Samen sind, wenn sie bei geeigneter Pollenwahl (vgl. unten) gut ausgebildet werden, größer als bei der diploiden Form, allerdings weniger an Zahl, und die Früchte deswegen kleiner.

Die prallen Pollenkörner der *pictirubata-gigas* sind groß, 4- oder 5-, selten 3lappig. Neben den prallen finden sich in geringer Zahl etwas verschrumpfte, im Aussehen an die inaktiven Körner der heterogamen diploiden Sippen erinnernde, und dazu wie immer ganz leere, kleine, flache Körner, wohl etwas weniger als die tauglichen. Bei der diploiden *pictirubata* sind die leeren Körner zahlreicher als bei der tetraploiden, und deutlich als inaktiv zu erkennende scheinen in geringerer Zahl vorhanden zu sein als die aktiven, wie es auch sonst vorkommt. Aus diesem Grund ist das Pollenbild der *gigas*-Form, von der Größe und der Gestalt der Körner abgesehen, dem der Normalform ähnlicher als man bei einer im diploiden Zustand heterogamen Verbindung erwarten möchte.

Ob die Bildung eines 4gliedrigen Ringes in der Diakinese der normalen *pictirubata* zu lebensfähigen Gonen gemischter Konstitution führt, konnte noch nicht ermittelt werden; eine Spaltung, die auf den Austausch dieses Chromosomendubletts zurückzuführen wäre, ist jedenfalls bis jetzt nicht entdeckt, und die große Zahl der ganz leeren Pollenkörner könnte damit zusammenhängen, daß die Mikrosporen, die gemischte Genome enthalten, sehr früh in der Entwicklung stehen bleiben. Das Auftreten von *nanella* in der Nachkommenschaft der *pictirubata* mit *Lamarckiana*-Plastiden (vgl. R. 1937, S. 95 f.) hat mit dem Vorhandensein dieses 4-Rings nichts zu tun, denn die *nanella* besitzt, wie im vergangenen Sommer festgestellt wurde, ebenfalls den 4-Ring und nicht zwei freie Paare. Die Abspaltung der Zwerge behaupte also, wie vermutet (S. 96)¹⁾, auf einem ungewöhnlich hohen Maß von crossing over. In zwei F_4 -Familien der betreffenden *pictirubata* sind keine Zwerge mehr aufgetreten (Nr. 1125, 1126); ob diese Linien in dem Staturfaktor N homozygot geworden sind, ist noch nicht geprüft.

5. Die Selbststerilität der *Oe. pictirubata-gigas*.

Schon das zuerst aufgefundene Individuum setzte überraschenderweise mit eignem Pollen auf zwei gebeutelten Zweigen keine Früchte an (R. 1933, S. 127), während alle sonst bekannten *gigas*-Typen von

¹⁾ Die Verbindung *P-pingens-rubens* müßte übrigens, wenn der 4-Ring der *pictirubata* das Chromosom $3 \cdot 4$ enthielte und wenn gemischte Gonen tauglich sind, hohe PP-Pflanzen und pp-Zwerge abspalten, nicht, wie S. 96 stehen geblieben ist, PP-Zwerge.

Oenothera bei Selbstbestäubung gut fruchtbar sind. Später sind weit über 100 Blüten von verschiedenen Pflanzen der Selbstbestäubung überlassen worden, mit demselben Ergebnis: trotzdem der sehr reichliche und sehr gut ausgebildete Pollen die Narben in der Knospe dicht bedeckt, fallen die Blüten ab, ohne daß der Fruchtknoten sich merklich vergrößert (vgl. Fig. 1). Das gilt für die Zwerge ebenso wie für die hohen Pflanzen. Auch wenn *pictirubata-gigas*-Pflanzen verschiedener Herkunft mit einander verbunden werden, fallen die Blüten ab (Beleg Nr. 1130—1132).

Ausnahmsweise entstehen bei Selbstbestäubung gute Früchte mit keimfähigen Samen (Nr. 1098, 1099, 1100, 1101; 1133). Aber dann sind die Nachkommen diploid, also aus haploiden Keimzellen der zweifellos chimärischen Pflanze hervorgegangen. Einmal wurden die von den vergrößerten Fruchtknoten abgefallenen im Beutel liegenden Blütenhüllen untersucht, und dabei fanden sich auf den Narben tatsächlich 3lappige Pollenkörner neben 4lappigen (Nr. 1101); haploide Embryosäcke waren wohl ebenfalls vorhanden. Ein anderes Mal blieben an einem gebeutelten Blütenstand die Früchte in einer schmalen Längsreihe sitzen, während alle anderen Blüten wie gewöhnlich mitsamt den Fruchtknoten abfielen, und Ende August entstanden dann weiter unten am Stengel blühende Seitenzweiglein, die unter den selbstfertilen Blüten kleinblütig also diploid, unter den abgefallenen Blüten *gigas* waren (Nr. 1133). Wenn einmal in einer von einem chimärischen Individuum stammenden Familie eine *gigas*-Pflanze auftrat (Nr. 1098), darf angenommen werden, daß sie nicht der Vereinigung zweier diploider Keimzellen, sondern der Genomverdoppelung in einem diploiden Embryo ihre Entstehung verdankte.

Die Samenanlagen bestäubungsreifer Blüten enthalten großenteils einen normalen Embryosack. Wie früher (R. 1914, S. 120, Fig. 3) für die diploide *Oe. biennis* abgebildet, ist der Polkern von den vier Kernen des Embryosacks der größte und hat auch den größten Nucleolus; der Eikern hat, wie dort, den kleinsten Nucleolus, ist aber auch im ganzen kleiner als die Synergidenkerne. Zwei Embryosäcke in einem Nucellus, wohl meist aus der obersten und der untersten Zelle der Gonenreihe hervorgegangen, sind nicht selten; hierin verhält sich die tetraploide *pictirubata* also anders als *Oe. Lamarckiana-gigas*, bei der nur die obere Gone zum Embryosack wird (Hoeppener u. R. 1929, S. 30). Vermutlich hat schon die diploide *pictirubata* diese Eigentümlichkeit, wie z. B. auch *Oe. suaveolens* (H. u. R., S. 67 f.). Es kann auch ein Embryosack fertig ausgebildet und der zweite zurückgeblieben sein, wie z. B.

von *Oe. suaveolens* beschrieben (H. u. R., S. 67 f., Fig. 29 f). Mitunter vergrößern sich alle vier Gonen, ohne daß eine sich zum Embryosack weiter entwickelt.

In den Eizellen älterer, aus selbstbestäubten Blüten stammender Embryosäcke findet sich nicht selten feinkörnige Stärke in der Plasmamasse, die den Kern umgibt. Eine Weiterentwicklung der Eizelle oder eine Teilung des Polkerns in Samenanlagen, in die kein Pollenschlauch eingedrungen ist, wurde nie beobachtet. Vielmehr sieht man in den Fruchtknoten selbstbestäubter Blüten, die einige Tage nach der — im Papierbeutel erfolgten — Entfaltung fixiert wurden, die Nucelli der Samenanlagen verschrumpft und verfallen. Am längsten halten sich die Kerne des Embryosacks, die oft noch deutlich sichtbar sind, wenn das umgebende Gewebe schon völlig zerstört ist; von diesen wieder am längsten der Polkern, der sich vergrößert, die Masse seines Nucleolus vermehrt und oft prophaseähnliche Chromosomen an der Kernmembran zeigt.

Von 14 Fruchtknoten, die nach Selbstbestäubung fixiert und mit dem Mikrotom geschnitten wurden, waren 12 ganz ohne Embryonen; einer enthielt eine einzige vergrößerte Samenanlage mit Pollenschlauch, kopfförmigem Embryo und vielkernigem Endosperm neben den gewöhnlichen verschrumpften; in einem war eine ganze Anzahl Samenanlagen befruchtet, die Embryonen meist mehrzellig, die Endospermkerne \pm zahlreich. Mitosen wurden nicht gefunden, aber es unterliegt kaum einem Zweifel, daß die Befruchtung durch haploide Pollenzellen herbeigeführt war.

Auf den Narben selbstbestäubter, abgefallener Blüten sitzen die 4 lappigen Pollenkörner in dichter Schicht fest, sind aber nur zu einem Teil gekeimt. Wo Keimschläuche gebildet sind, bleiben sie, wie Hand-schnitte zeigten, teilweise schon im Narbengewebe stecken, teilweise wachsen sie, reich an Plasma und Stärkekörnern, weiter, im äußersten Fall wohl bis zur Mitte des Griffels. In einzelnen Blüten wurden einige Pollenschläuche noch am Griffelgrund gefunden, aber das werden haploide Schläuche gewesen sein.

Die Selbststerilität der *pictirubata-gigas* beruht also auf der Hemmung der diploiden Pollenschläuche im Griffel.

6. Kreuzung der *Oe. pictirubata-gigas* mit anderen *gigas*-Formen.

Bei spontaner Bestäubung in dem von Bienen und anderen Insekten reich beflogenen Versuchsgarten setzt *Oe. pictirubata-gigas* regelmäßig Früchte an. Wenn andere *gigas*-Sippen in der Nähe stehen,

sind die Samen größtenteils keimfähig und liefern die verschiedensten *gigas*-Bastarde (Nr. 1116, 1117). Kontrollierte Bestäubung mit dem Pollen der vorhandenen *gigas*-Typen ergab immer gute Frucht- und Samenbildung, und ebenso sind alle anderen *gigas*-Formen mit dem Pollen der *pictirubata-gigas* gut fruchtbar; die Selbststerilität der *pictirubata-gigas* ist also ausgesprochene Parasterilität (Brieger 1930). Die reziproken Kreuzungen sind ausgeführt mit den *gigas*-Sippen von *Oe. biennis* (Nr. 1112, 1113, 1118), *Lamarckiana* (Nr. 1114, 1119), *albiflexa* (Nr. 1115, 1120), *albipercurva*, *albivelutina*. Aufgezogen sind bis jetzt die Bastarde mit den drei erstgenannten Formen, als intermediäre Pflanzen von ausgesprochenem *gigas*-Typus. Die reziproken Verbindungen sind identisch; eine Ausnahme macht bis jetzt nur die Laubfarbe der Kreuzungen mit *Oe. albiflexa-gigas*, über die später zu berichten sein wird. Die Bastarde mit *biennis-gigas* bringen viel kleinere Früchte als *biennis-gigas*, und die F_2 spaltet stark (Nr. 1122, 1123).

7. Kreuzung der *Oe. pictirubata-gigas* mit diploiden Sippen als Vätern ($4n \times 2n$).

Wie sonst von *Oenothera* bekannt, bildet auch *Oe. pictirubata-gigas* mit haploidem Pollen diploider Sippen wohl Samen, aber diese sind größtenteils oder durchweg klein und nicht keimfähig. Kein Sämling wurde erzielt bei den Kreuzungen mit *Oe. atrovirens* (Nr. 1102, 1103; 1138, 1139), *suaveolens* (Nr. 1108), (*biennis* \times *Lamarck.*) *albivelutina* (Nr. 1109). Mit dem Pollen der *Oe. biennis* München entstanden einmal 2 große *hemigigas* (Nr. 1105), also [*pingens* + *rubens*] \cdot *rubens*, davon die eine stark gelbscheckig, ebenso mit dem *rubens*-Pollen der diploiden *pictirubata* einmal eine einzige triploide Pflanze derselben Zusammensetzung (Nr. 1135). Auch der Bastard mit *Oe. Hookeri* ♂ ist in einem, allerdings sehr schmalblättrigen, also vielleicht aneuploiden, weißgescheckten Individuum aufgezogen worden (Nr. 1107). Wird der eigene Pollen der *Oe. pictirubata-gigas* gleichzeitig mit dem fremden Pollen auf die Narbe gebracht, so macht er sich ebensowenig bemerkbar wie bei ausschließlicher Selbstbestäubung der *pictirubata-gigas* (Nr. 1103, 1106, 1109; 1141).

Ausnahmsweise lieferte die Kreuzung mit *Oe. atrovirens* ♂ (Nr. 1103) und mit *Oe. biennis* ♂ (Nr. 1107, 1105) \pm zahlreiche gut keimende Samen, aber die aufgezogenen Pflanzen waren dann durchweg diploid, im ersten Fall *pictiflexa* und *rubiflexa* (daneben, weil auch Selbstbestäubung ausgeführt worden war, *pictirubata*), im zweiten Fall *pictirubata*, größtenteils gelbscheckig. Die zu den Kreuzungen verwendeten Blüten der *pictirubata-gigas* waren also diploid gewesen oder hatten wenigstens diploide Bezirke besessen, in denen haploide *pingens*- und *rubens*-Embryosäcke gebildet wurden.

Wenn Narben der *pictirubata-gigas* mit dem Pollen der diploiden *pictirubata* belegt werden, sind nach dem Abfallen der epigynen Blüten-teile vom Fruchtknoten Pollenschläuche in Menge im Griffelgrund anzutreffen. Daß auch die Befruchtung noch ausgeführt wird, zeigt die Vergrößerung der Samenanlagen; an Mikrotomschnitten ist das Verhalten der Embryosäcke nach derartiger Bestäubung nicht geprüft. Die gewöhnlich, aber nicht immer (vgl. oben) eintretende Hemmung der triploiden Embryonen und Endosperme ist wohl nur durch mangelhafte Korrelationen bedingt.

8. Kreuzung der *Oe. pictirubata-gigas* mit diploiden Sippen als Müttern ($2n \times 4n$).

Auf diploiden Müttern sind, wie sonst von *Oenothera* bekannt, leichter diploide Bastarde zu gewinnen. Die Sämlinge der Kreuzung mit *Oe. Hookeri* ♀ ergrünen nicht und sterben sehr bald nach der Keimung (Nr. 1111). Dagegen ist die Verbindung *albicans* · [*pingens* + *rubens*] aus *Oe. biennis-cruciata* sehr gut lebensfähig, eine hohe, stattliche, reich blühende *hemigigas*-Form (Nr. 1151). Auffälligerweise ist auf *Oe. atrovirens* in mehreren sehr klein gebliebenen Früchten nie ein keimfähiger Same gebildet worden (Nr. 1110; 1148—1150). Immerhin müssen wenigstens in einzelnen Blüten die diploiden Pollenschläuche bis in den Fruchtknoten gewachsen sein. Aber die Blüten der diploiden *Oe. pictirubata* fallen nach Emaskulierung und Bestäubung mit dem Pollen der tetraploiden *pictirubata* meistens (oder immer, wenn der Pollen wirklich durchaus diploid ist?) ab, ohne Vergrößerung des Fruchtknotens (Nr. 1143, 1145), und wie die diploide *pictirubata* verhält sich die in ihrer Konstitution ja fast identische *pictilaeta* aus *Oe. atrovirens* × *Lamareckiana-cruciata* (Nr. 1146, 1147).

Einmal entstanden auf der diploiden *pictirubata* mit dem Pollen einer *pictirubata-gigas* mehrere gut entwickelte Früchte (Nr. 1144). Zufällig waren die abgefallenen Blütenhüllen in Alkohol konserviert worden, weil das Verhalten der Pollenschläuche untersucht werden sollte, und dabei stellte es sich heraus, daß die auf die Narben gebrachten Pollenkörner teilweise, nicht alle, 3lappig waren. Die zur Bestäubung verwendeten Blüten der *pictirubata-gigas* waren also chimärisch gewesen, und die Befruchtung wurde zweifellos nur von haploiden Pollenkörnern ausgeführt. — Zu der Annahme, daß *Oe. pictirubata-gigas* gelegentlich bei der Keimzellenbildung die Chromosomenzahl auf die haploide hinabreguliert, wie Ufer (1937) für *Cleome spinosa gigas* vermutet, besteht keine Veranlassung. Ebenso wenig sind Anzeichen von Parthenogenesis oder Meroгонie beobachtet worden, wie sie z. B. für Kreuzungen zwischen $2n$ - und $4n$ -Sippen von *Datura* (Belling u. Blakeslee 1924, S. 68; Buchholz u. Blakeslee 1929, S. 545) und von *Petunia* (Matsuda 1935, hier auch frühere Literatur) angegeben werden.

Daß eine im diploiden Zustande selbstfertile Sippe durch Genomverdoppelung selbststeril wird, ist anderswo wohl noch nicht beobachtet, und das Problem der Selbststerilität oder Selbstinkompatibilität (vgl. z. B. Stout 1938) erhält dadurch einen neuen Aspekt. Bei *Campanula persicifolia* ist nach Gairdner (1926) gerade umgekehrt die 2n-Sippe selbststeril, die 4n-Sippe selbstfertil. Ebenso findet Levan (1936) bei *Allium schoenoprasum* und *A. nutans*, die in zahlreichen Formen mit außerordentlich wechselnden Chromosomenzahlen vorkommen, die Typen mit annähernd 2n Chromosomen selbststeril, die mit 4n hoch selbstfertil. Bei *Oenothera* sind die Früchte der schon länger kultivierten amphidiploiden Sippen nach Selbstbefruchtung allgemein samenärmer als die der diploiden, besonders auffällig bei *Oe. Lamarckiana*; aber das scheint mit der Beschaffenheit der Samenanlagen zusammenzuhängen und hat mit mangelhafter Selbstfertilität nichts zu tun, weil die Fruchtbarkeit durch Fremdbestäubung nicht gesteigert wird¹⁾.

Ob die diploiden Pollenschläuche der *pictirubata-gigas* in den Narben bzw. Griffeln der diploiden Form wirklich ähnlich stark gehemmt werden wie im Gewebe der *gigas*, soll in weiteren Versuchen noch eingehender geprüft werden; einzelne Schläuche sind im Griffelgrund angetroffen worden, aber diese könnten wieder haploid gewesen sein. Es wäre ja recht interessant, wenn die Verbindung *pingens-rubens* sich gegenüber dem *gigas*-Pollen ebenso verhalten würde wie [*pingens* + *rubens*] · [*pingens* + *rubens*] und anders als *pingens-flectens* und *albicans-rubens*.

Daß gerade in den Griffeln der diploiden *pictirubata*, und sonst auf keiner anderen diploiden Form die Hemmung der [*pingens* + *rubens*]-Pollenschläuche auf so einfache Weise verursacht sein sollte, wie Schlösser (1936) es bei reziproken Kreuzungen zwischen 2n- und 4n-Sippen von *Solanum* fand, nämlich durch die osmotischen Beziehungen, ist nicht wahrscheinlich. — Bei *Datura stramonium* platzen die 2n-Pollenschläuche im 2n-Griffel, die reziproke Kreuzung gibt einige Samen und liefert sogar einige triploide Pflanzen (Buchholz and Blakeslee 1929); so weit ist also einige Ähnlichkeit mit *Oe. pictirubata*. Aber die 2n-Schläuche können die 4n-Pflanze befruchten, trotzdem die Keimung der Pollenkörner auf der 4n-Narbe schlechter ist als auf den Narben von 3n und 2n (75% gegen 85%, l. c.). Auch bei *Primula sinensis* ist eine tetraploide, wohl durch somatische Genomverdoppelung entstandene Sippe beträchtlich weniger fertil als die diploide Ausgangssippe, und

1) Darlington (1929, S. 8 des Sonderdrucks) weist darauf hin, daß fertile diploide Formen allgemein weniger fertile tetraploide liefern, wegen der Störungen der Reduktionsteilung in den tetraploiden. Bei *Oenothera* dürfte das auch wirklich die Ursache sein. Schlechte Ernährung, die zum Taubwerden der Samen führt, mag anderswo mitspielen (vgl. Müntzing 1936, S. 317 ff.), und bei den Kreuzungen zwischen diploiden und tetraploiden Sippen von *Oenothera* gibt dieses Moment wahrscheinlich sogar den Ausschlag.

die Kreuzung zwischen $2n$ und $4n$ gelingt fast gar nicht (Sümme 1930). Nicht anders sind die Beziehungen zwischen $2n$ - und $4n$ -Rassen beim Mais (Randolph 1935). In allen drei Fällen ist also das Verhalten ungefähr wie bei *Oe. Lamarckiana*.

9. Chimärische *Oe. pictivelutina-gigas*.

In der F_1 der Kreuzung *Oe. atrovirens* \times *albivelutina* wurde einmal eine *pictivelutina* von ausgesprochenem *gigas*-Habitus gefunden, und die untersuchte Pollenprobe zeigte lauter 4lappige, größtenteils pralle Pollenkörner. Aus spontan bestäubten Blüten ging aber nur normale, diploide *pictivelutina* hervor mit viel dünneren Knospen als die Mutterpflanze besessen hatte und mit 3lappigem Pollen (geprüft an einem Pp- und einem pp-Individuum). Die *gigas*-Pflanze besaß also noch diploide Anteile, und entweder wurden gerade Früchte aus völlig diploiden Blüten abgenommen, oder die betreffenden Blüten waren chimärisch, und tetraploide Nachkommen traten nicht in Erscheinung, weil der diploide Pollen keine Befruchtung ausführt, wie bei der *pictirubata-gigas*. — Da in der Colchicinbehandlung ein wirksames Mittel zur Herbeiführung der somatischen Genomverdoppelung bekannt geworden ist, liegt der Versuch nahe, von verschiedenen *pingens*-Verbindungen die tetraploiden Formen herzustellen und auf Selbststerilität zu prüfen.

10. Die Nachkommen der *Oe. flavivelutina-gigas*.

Ein einziges Individuum war, sicher durch somatische Genomverdoppelung, in der Kreuzung *Oe. suaveolens* \times PP-*Lamarckiana-nanella* als hohe Pflanze entstanden (vgl. R. 1933, S. 126). Während der diploide Bastard nach der Stengeltupfung P und nach der damit verbundenen Kelchfärbung auffällig spaltet, war die aus dem Riesen gewonnene F_2 — 110 Pflanzen wurden aufgezogen (Nr. 1153) — bis auf einige schmalblättrige Abweicher überraschend gleichförmig¹⁾: alle Pflanzen waren getupft, alle waren hoch (die diploiden PP aus *Lamarckiana-nanella* sind Zwerge), nur in der Kelchfärbung fanden sich Unterschiede, aber sowohl tiefrote wie ganz grüne Kelche fehlten. Die F_3 — 76 Pflanzen (Nr. 1154) — aus einer der F_1 sehr ähnlichen F_2 -Pflanze war unvergleichlich variabler: sie enthielt eine Anzahl Zwerge, und neben Pflanzen mit Kelchen von der gewöhnlichen Rotbraunstreifung fanden sich solche mit fast grünen und einige Individuen mit tief roten Kelchen. In der F_4 — 59 erwachsene Pflanzen — aus einer typischen F_3 -Pflanze (Nr. 1155) traten 2 ganz grünkeltchige, aber doch noch am Stengel getupfte Individuen auf. Erst

¹⁾ Damit ist das Auftreten von 15 gleichartigen triploiden Individuen in einer Kreuzung *Oe. Lam.-rubricalyx* \times *Lam.-brevistylis-vetavea* zu vergleichen, das Shull (1929, S. 279) beobachtet hat; vgl. dazu R. 1933, S. 136, 139.

in der F_5 -Nachkommenschaft — 59 + 105 Stück — einer dieser grünelchigen F_4 -Pflanzen (Nr. 1160) erschienen ungetupfte Individuen, und die F_6 — 84 Stück — aus einer p-Pflanze der F_5 (Nr. 1162) war durchweg p und grünelchig. Unerwarteterweise waren gerade in der Nachkommenschaft grünelchiger Pflanzen, und sogar noch in der ungetupften F_6 , Zwerge; da P und n in dem 3 · 4-Chromosom von *n-velans* gekoppelt sind, muß durch crossing over die Kombination p n entstanden und vervielfältigt worden sein, wenn die Zwerge, wie es den Anschein hat, echte *nanella*-Typen sind.

Die diploide *flavivelutina* bildet bei der Reduktionsteilung 3 freie Chromosomenpaare, einen 4gliedrigen Ring, der von beiden Komplexen die Letalfaktoren enthält, und einen zweiten 4-Ring mit 1 · 2 und 3 · 4 von *velans* und 1 · 4 und 3 · 2 von *flavens*; die Allele P und p werden also je durch ein Chromosomendublett repräsentiert. Wäre die Chromosomenbindung in der tetraploiden Sippe dieselbe wie in der diploiden, wären also 6 freie Paare und 4 viergliedrige Ringe vorhanden, so müßte die Verteilung von P auf die Gonen nach dem Verhältnis 1 PP : 4 Pp : 1 pp erfolgen und die Verteilung auf die Zygoten nach dem Verhältnis 1 PPPP : 8 PPPp : 18 PPpp : 8 Pppp : 1 pppp. Da P noch über 3 p dominiert, käme in der F_2 1 ungetupfte Pflanze auf 35 getupfte, und unter den 110 aufgezogenen Pflanzen sollten 3 ungetupft sein. Da P wenigstens ursprünglich mit n gekoppelt war, sollten die vierfachen P-Homozygoten außer sehr starker Kelchfärbung auch zwergige Statur haben, und unter den 110 F_2 -Individuen sollten 3 solche Zwerge sein. In Wirklichkeit wurde in der F_2 von den 6 zu erwartenden homozygoten Individuen kein einziges gefunden. Erst die späteren Generationen entsprechen im wesentlichen der Erwartung; die verhältnismäßig große Zahl der Zwerge z. B. in gewissen Familien ist wohl damit zu erklären, daß die betreffenden Mütter schon 3 n besaßen.

Die Diakinese in den Pollenmutterzellen von F_2 -Pflanzen zeigt mitunter mehrere 4-Ringe; einmal konnten 4 solche Ringe und daneben 6 freie Paare erkannt werden (Fig. 3b). Die Bedingungen für freie Spaltung nach P-p sind hier also verwirklicht. Aber gelegentlich sieht man doch längere Ketten als solche von 4 Gliedern; einmal wurde ein geschlossener 8gliedriger Ring beobachtet (Fig. 3c).

Unterdrückt werden könnte die Spaltung nach P-p, wenn die 8 Chromosomen, die die Enden 1 bis 4 enthalten, in bestimmter Weise zum Ring zusammengeschlossen würden, etwa in der Anordnung

1.2 2.3 3.4 4.1 1.4 4.3 3.2 2.1.

Denn wenn nun wie üblich benachbarte Chromosomen zu verschiedenen Polen gingen, bekäme jede Gone dieselben 4 Chromosomen 1.2 + 3.4 + 1.4 + 3.2.

zellen, oder daß eine andere Art der Anordnung, etwa Benachbartbleiben identischer Chromosomen nach der Längsspaltung, wie es z. B. von Manton (1935) in tetraploid gewordenen Kernen von *Iberis semperflorens* beobachtet worden ist, hier gerade die Paarung begünstigt hat.

Im übrigen ist die Konfiguration der Diakinese so variabel, wie man sie bei der amphidiploiden Form einer Komplexheterozygote zu erwarten hat (vgl. besonders Seitz 1935).

11. Zum Erbgang des *cruciata*-Merkmals.

Die Hypothese, daß die Variabilität der Kronenform bei den Mischlingen zwischen stabil *cruciata* und stabil normalkronigen Sippen von *Oenothera* auf somatischer monogener Konversion der Cr-cr-Gene beruht (R. 1937b, S. 104ff.), sagt aus, daß die Cr-cr-Heterozygoten mit einer gewissen Regelmäßigkeit in den homozygotischen Zustand übergehen. Die *gigas*-Formen der *Oe. pictirubata* können zu der Entscheidung der Frage einiges beitragen.

Während in der F_1 -Generation der Kreuzung *Oe. atrovirens cruciat* \times *biennis* normalkronig die *pictirubata* teils normalkronig teils *cruciat* blüht, war der Bastard *Oe. (atrovirens cruciat* \times *biennis-gigas* normalkronig) *picti-albirubata* durchweg normalkronig (23 Pflanzen, vgl. 1937 S. 110, Nr. 850). Dieselbe breitkronige Form ging aber auch aus der Kreuzung *Oe. biennis-cruciata* \times *pictirubata-gigas* normalkronig hervor, als *albi-pictirubata* (6 Pflanzen, Nr. 1151). Ein glücklicher Zufall wollte es, daß von der verwendeten *pictirubata-gigas* auch haploide *rubens*-Pollenkörner zur Befruchtung kamen, und die entstehende *albirubata* = *biennis* war größtenteils nicht breitkronig, wie von *cr-albicans* \cdot *Cr-rubens* zunächst zu erwarten, sondern intermediär oder ganz *cruciat*. Hätten die diploiden Pollenkörner der *pictirubata-gigas* die Konstitution [*cr-pingens* + *Cr-rubens*] gehabt, so wäre der triploide Mischling als *cr-albicans* \cdot [*cr-p.* + *Cr-r.*] sicher *cruciat* ausgefallen. Daß er tatsächlich nur normale Kronen brachte, beweist, daß der diploide Pollen [*Cr-pingens* + *Cr-rubens*] war.

Leider gehörte das verwendete Individuum von *pictirubata-gigas* nicht einer F_1 -, sondern einer F_2 -Generation an. Und bei Pflanzen aus Folgegenerationen muß man, wie schon ausgesprochen, mit der Möglichkeit rechnen, daß sie ihre Homozygotie in Cr, wenn die Analyse eine solche ergibt, einem Austausch durch crossing over verdanken. Aber wenn die *pictirubata* der F_1 normalerweise, gleichgültig ob breitkronig oder *cruciat*, Cr-cr wäre mit Bindung von *cr* an *pingens* und von *Cr* an *rubens*, und wenn zwischen den beiden Komplexen gelegentlich die Cr-Allele durch crossing over ausgewechselt würden, sollte man hin und wieder auch die rezessiven *cr*-Homozygoten in der F_2 aus breitkroniger F_1 auftreten sehen. In Wirklichkeit ist weder in der zweiten noch in späteren Generationen

der *pictirubata* jemals ein cruciates Individuum gefunden worden, wenn eine breitkronige F_1 -Pflanze zur Zucht verwendet war. Zu dem früher (1937, S. 117, Nr. 969 ff.) aufgeführten Material ist nun noch weiteres hinzugekommen (Nr. 1095; 1124—1127), das die alten Befunde bestätigt.

Der Sicherheit wegen muß die Kreuzung der *Oe. biennis-cruciata* ♀ mit breitkroniger *pictirubata-gigas* aus einer F_1 wiederholt werden. Eine solche Pflanze ist im Sommer 1938 leider nicht aufgetreten. Dafür konnte eine cruciate *gigas*-Pflanze zu Verbindungen verwendet werden, die derselben Fragestellung dienen.

Auch der Ausfall der Kreuzungen zwischen *albiflexa-gigas-cruciata* und *pictirubata-gigas* breitkronig (wieder aus *pictirubata* F_2 ; vgl. Nr. 1115 und 1120, 57 bzw. 59 breitkronige und 2 bzw. 5 intermediäre bis cruciate *gigas*-Bastarde) macht es wahrscheinlich, daß die verwendete 3jährige *pictirubata-gigas*-Pflanze in Cr homozygot war. Ein einziges triploides Individuum von der Konstitution *pingens* · [cr-*albicans* + cr-*flectens*] war voll cruciat; hätte die *pictirubata-gigas* noch cr-*pingens* neben Cr-*rubens* besessen, so hätten die tetraploiden Bastarde von der Konstitution cr cr cr Cr wohl zu einem viel größeren Teil cruciat geblüht.

Eine breitkronige *pictirubata-gigas* aus einer F_3 erwies sich ebenfalls als in Cr homozygot. Die Kreuzung mit *Oe. biennis-cruciata* (Nr. 1141) lieferte eine einzige Pflanze, die nicht triploid, sondern tetraploid war, also vom Vater cr-*albicans* + cr *rubens* bekommen hatte, und die trotzdem breitkronige Blüten brachte.

Auf den eben erschienenen Aufsatz von Oehlkers: Über die Erblichkeit des *cruciata*-Merkmals bei den Oenotheren (Ztschr. f. Abst.- u. Vererbungslehre 75, S. 277—297) möchte ich erst eingehen, wenn neues Versuchsmaterial vorliegt.

Belege.

Die Nummern schließen an die der Mitteilung „Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland“, 1938, an.

Nr.

1. *Oe. pictirubata* mit atrovirens-Plastiden.

1094. atrovirens 2jährig × biennis München: 5 flexirubata, 2 davon weißscheckig; 190 pictirubata normal, viele scheckig, die Mehrzahl cruciat, weniger breitkronig, einige intermediär, einige sektoral variiierend; 2 pictirubata-gigas, die eine ganz tetraploid, die andere sektorial-chimärisch. 1938/65.
1095. pictirubata F_1 breitkr. grün × breitkr. albotunicat (aus 37/48, F_1 breitkr. grün × breitkr. albotunicat): 58 breitkronig, teilweise gelbscheckig, keine gigas. 1938/62.
1096. pictirubata-gigas-cruciata F_1 (aus 35/249, atrovirens × biennis München) 2 selbst: 8 Blüten abgefallen.
1097. ebenso, Nr. 1 spontan bestäubt: Kleine Früchte, lauter taube kleine Samen. War außer mit eigenem Pollen wohl mit dem der benachbarten diploiden pictirubata bestäubt.

- Nr.
 1097a. *pictirubata* F₁ breitkronig selbst: 85 *pictirubata* breitkronig, darunter 12 *gigas*, von denen 4 sektorial normal-*gigas*. 1934/138. — Schon mitgeteilt als Nr. 974. Von diesen *gigas*-Pflanzen wurden 1935 2-jährig verwendet die Individuen 1 und 2, im Jahr 1936 3-jährig die einzige noch übrige Pflanze Nr. 12.
1098. *pictirubata-gigas* 2 selbst: Mehrere ziemlich kleine Früchte. Samen großenteils keimend, 47 *pictirubata* diploid breitkronig, 1 *gigas*. 1936/74.
1099. dieselbe Pflanze, anderer Zweig, selbst: 3 kleine und 1 größere Frucht, aus dieser 30 *pictirubata* diploid breitkronig, keine *gigas*. 1936/75.
1100. *pictirubata-gigas* 1 selbst: mehrere Blüten abgefallen, einige Früchte angekommen, klein. 18 größere Samen gesät, liefern 18 *pictirubata* diploid breitkronig, keine *gigas*. 1936/85.
1101. *pictirubata-gigas* 12 auf mehreren Zweigen selbstbestäubt: die meisten Blüten fallen ab. Auf einem Zweig ziemlich guter Fruchtansatz, die abgefallenen Blüten im Beutel gesammelt, Pollen teils 4-, teils 3-lappig. — Ein diploides Zweiglein, mit kleineren Blüten, 3-lappigem Pollen, setzt nach Selbstbestäubung gut an.
1102. *pictirubata-gigas* 1 × *atrovirens*: kleine Früchte mit kleinen tauben Samen.
1103. *pictirubata-gigas* 1 selbst und × *atrovirens*: 30 Samen nicht gekeimt, 36 gekeimt. Blühend 34 *pictirubata* diploid breitkronig, kein Bastard, keine *gigas*. 1936/79. — Nochmals gesät: 40 Samen nicht gekeimt, 36 gekeimt. Blühend nur diploide, nämlich: 17 *pictirubata* breitkronig; 17 *pictiflexa*, meist *cruciat*, 5 intermediär oder sektorial breitkronig und *cruciat*; 2 *rubiflexa*, davon 1 breitkronig, 1 *cruciat*. 1937/82.
1104. *pictirubata-gigas* 1 × *biennis* München: ansehnliche Früchte. 42 Sämlinge, davon 35 gelbscheckig, also Bastarde. Alle blühen als diploide breitkronige *pictirubata*, mit 3-lappigem Pollen. Keine *gigas*. 1936/80.
1105. *pictirubata-gigas* 12 × *biennis*-München: 160 Samen nicht gekeimt, 4 Sämlinge; 2 *pictirubata* diploid gescheckt, 2 triploid, davon 1 stark gescheckt. 1937/79. — Auf demselben Zweig einige Blüten nach Selbstbestäubung abgefallen.
1106. dieselbe Pflanze selbstbest. und × *biennis* München: 100 Samen nicht gekeimt; 1 *gigas* nicht gescheckt, blüht erst 1938, hat lauter 4-lappigen Pollen, ist also [*pingens* + *rubens*] · [*albicans* + *rubens*]. 1937/81.
1107. *pictirubata-gigas* 1 × *Hookeri*: 6 kleine Früchte, Samen meist sehr klein, taub. 4 Samen größer, davon keimt nur einer, Sämling gelbscheckig. Rosette schmalblättrig, stark gelbscheckig, schießt nicht im ersten Jahr. 1937 kommt die Pflanze zum Blühen, Blätter schmal, an einem Zweig weißscheckig, Knospen dick. Wohl nicht genau triploid. 1936/83.
1108. *pictirubata-gigas* 1 × *suaveolens*: 8 sehr kleine Früchte mit sehr kleinen tauben Samen.
1109. *pictirubata-gigas* 1 selbst und × *P P-albivelutina* (aus 36/57): 4 kleine Früchte, nur 1 größerer Samen, nicht gekeimt. 1936/78.
1110. *atrovirens* × *pictirubata-gigas* 1: sehr kleine Früchte mit winzigen Samen, auf zwei Zweigen.
1111. *Hookeri* × *pictirubata-gigas* 1: Früchte ziemlich klein, Samen meist sehr klein und taub. 14 gekeimt, Sämlinge gelb, keiner grünscheckig, alle bald gestorben. 1936/84.
1112. *pictirubata-gigas* 1 × *biennis-gigas*: Früchte ziemlich klein, Samen groß. Aufgezogen 36 *gigas* nicht gescheckt, breitkronig, meist Mittelformen zwischen den Eltern, einige mit dünnen schlanken Stengeln, kleinen Blüten, aber doch 4-lappigem Pollen; teilweise erst im zweiten Jahr blühend. 1936/81.

Nr.

1113. *pictirubata-gigas* 12 × *biennis-gigas*: Früchte nicht sehr groß. Samen einer Frucht gesät, 25 nicht gekeimt, 35 *gigas*-Sämlinge, nicht gescheckt, blühen meist erst 2jährig, intermediär im Habitus, breitkronig. 1937/89.
1114. *pictirubata-gigas* 12 × *Lamarckiana-gigas*: Früchte nicht sehr groß, 80 große Samen gesät, 40 gekeimt, blühen meist erst 2jährig; Blätter ähnlich denen der Mutter, rotnervig, nicht gescheckt, Stengel dick, rotbraun, getupft, Blüten ziemlich groß, breitkronig. 1937/90.
1115. *pictirubata-gigas* 12 × *albiflexa-cruciata-gigas*: 64 *gigas*, meist breitkronig, 3 intermediär, 2 *cruciat*; 1 *hemigigas* kleinblütig, voll *cruciat*, wohl pingens [albicans + flectens]. 1937/189. — Schon mitgeteilt als Nr. 1049.
1116. *pictirubata-gigas* 1 spontan bestäubt: Früchte ziemlich klein. 45 Samen nicht gekeimt, etwa 90 Sämlinge, darunter 1 ganz gelb und 6 gelbscheckig. Ausgepflanzt 86 Stück, sehr verschieden; meist ausgeprägte *gigas*-Typen, größtenteils mit getupften Stengeln, also wohl meist durch Bestäubung mit Pollen der in der Nähe stehenden *gigas*-Formen von *Lamarckiana*, *albivelutina*, *flavivelutina* entstanden. 1936/76.
1117. wie vorher, anderer Zweig spontan bestäubt: Früchte nicht sehr groß, 100 Samen nicht gekeimt, 22 *gigas* ausgepflanzt, meist sehr groß, meist getupft. 1936/77.
1118. *biennis-gigas* × *pictirubata-gigas* 1: Früchte und Samen groß. 52 sehr starke *gigas* breitkronig, wie der reziproke Bastard in Nr. 1112, größtenteils erst 2jährig blühend. 1936/82.
1119. *Lamarckiana-gigas* × *pictirubata-gigas* 12: dicke Früchte, wie bei Selbstbestäubung. Samen groß, zum größten Teil keimend, 44 *gigas* 2jährig blühend, meist intermediär wie die reziproken Bastarde in Nr. 1114, einzelne mehr wie *pictirubata*. 1937/91.
1120. *albiflexa-cruciata-gigas* × *pictirubata-gigas* 12: 59 *gigas*, in der Tracht zwischen den Eltern, meist breitkronig, nur 2 intermediär, eine davon teilweise fast voll *cruciat*. 1937/188. — Schon mitgeteilt als Nr. 1048.
1121. *albivelutina-gigas* A 2jährig (aus 35/132) × *pictirubata-gigas* 12: große Früchte mit großen Samen, noch nicht ausgesät.
-
1122. (*pictirubata-gigas* × *biennis-gigas*) *gigas* (aus 36/81) selbst: Früchte ziemlich klein. Samen meist groß, zu $\frac{1}{3}$ keimend. 20 *gigas*, 2jährig blühend, mehrförmig. 1937/93.
1123. (*biennis-gigas* × *pictirubata-gigas*) *gigas* (aus 36/82) selbst: Früchte ziemlich klein, Samen groß, etwa zur Hälfte keimend; 20 *gigas*, meist erst 2jährig blühend, mehrförmig, besonders in der Blattbreite variierend. 1937/92.

2. Oe. *pictirubata* mit *Lamarckiana*-Plastiden.

- 1123a. *pictirubata* grün breitkronig (aus 35/217, *atrovirens albotunicat* × *biennis* München) 1 selbst: 49 *pictirubata*, davon 2 *gigas*, 1 ganz 4n, 1 sektorial 4n und 2n. 1936/207. — Schon mitgeteilt als Nr. 977a.
1124. *pictirubata* grün breitkronig (aus 35/217) 3 selbst: 56 *pictirubata* breitkronig, meist typisch diploid, nur 1 *lata*-artig, 2 schmalblättrig scintillansartig, 1 chimärischer Riese, am Hauptsproß und zwei Seitenzweigen *gigas*, an 3 Zweigen diploid, auch in der Hauptinfloreszenz mit einem Streifen diploider Blüten über den diploiden Seitentrieben. 1936/213.

Nr.

- 1124a. *pictirubata* F₂ (aus 36/207) hoch 1 selbst: 74 *pictirubata*, darunter 4 *gigas*, nämlich 1. 4n mit einem diploiden Seitensproß, 2. ganz 4n, 3. mit drei 4n- und vier 2n-Seitensprossen, 4. ganz *gigas*. 1937/49. — Schon mitgeteilt als Nr. 977d.
1125. *pictirubata* breitkronig F₃ (aus 37/49) 1 selbst: 96 *pictirubata*, breitkronig, meist typisch diploid, keine *nanella*, 1 *gigas*, 1 Chimäre zur Hauptsache diploid, mit einem schmalen *gigas*-Sektor. 1938/57.
1126. dieselbe F₃ 2 selbst: 65 *pictirubata* breitkronig diploid, keine *nanella*, keine *gigas*. 1938/85.
1127. *pictirubata* F₃ *nanella* breitkronig (aus 37/56) 1 selbst: 77 *pictirubata-nanella* breitkronig, davon 1 *gigas*. 1938/63.
1128. *pictirubata-gigas* (aus F₂, 36/213) (1) selbst: Blüten abgefallen¹).
1129. *pictirubata-gigas* (aus F₂, 36/207) 2 selbst: 5 + 12 Blüten auf zwei Zweigen abgefallen.
1130. dieselbe × *pictirubata-gigas* (aus 36/207) 1:4 Blüten abgefallen.
1131. dieselbe × *pictirubata-gigas* (aus 36/213) (1): 4 Blüten abgefallen.
1132. *pictirubata-gigas* 3jährig 12 (aus 34/158) × *pictirubata-gigas* 1 (aus 36/207): Blüte abgefallen.
1133. *pictirubata-gigas* (aus F₃, 37/49) selbst: Ein Zweig setzt auf einer Seite gut an; auf dieser Flanke entstehen später einige kleine Zweiglein mit kleineren diploiden Blüten. Auf der andern Flanke sind ähnliche Zweiglein tetraploid.
1134. *pictirubata-nanella-gigas*, zwei Pflanzen (aus 37/53 und aus 37/56) selbst: Alle Blüten abgefallen.
1135. *pictirubata-gigas* 1 × *pictirubata* diploid (beide aus F₃, 37/51): In 5 ziemlich kleinen dünnen Früchten neben vielen kleinen flachen Samen 6 größere, von diesen nur 1 gekeimt, liefert eine hemigigas. 1938/79.
1136. *pictirubata-gigas* 1 × *pictirubata* diploid 2 (beide aus F₃, 37/49): 7 kleine Früchte mit kleinen tauben Samen. Über den Bastardfrüchten 4 Blüten selbstbestäubt, abgefallen.
1137. *pictirubata-gigas* 2 × *pictirubata* diploid 3 (beide aus F₃, 37/49): 8 ansehnliche Früchte mit vielen kleinen tauben Samen. In einer Frucht 3 größere Samen, diese ausgelegt, nicht gekeimt. 1938/86.
1138. *pictirubata-gigas* (aus 36/207) 1 × *atrovirens*: 3 sehr kleine Früchte mit kleinen tauben Samen. Dann 6 Blüten selbstbestäubt, abgefallen.
1139. *pictirubata-gigas* (aus F₃, 37/49) 3 × *atrovirens*: 7 Blüten bestäubt, 5 abgefallen, 2 sehr kleine Früchte mit sehr kleinen Samen.
1140. *pictirubata-gigas* (aus F₂, 36/207) 1 × *biennis* München: 4 Früchte mit kleinen, nicht keimfähigen Samen. Dann 8 Blüten selbstbestäubt, abgefallen.
1141. *pictirubata-gigas* (aus F₃, 37/49) 3 selbst und × *biennis-cruciata* (aus 37/5): in 7 Früchten nur 3 größere Samen, davon 1 gekeimt. Der Sämling wird zu einer starken *gigas*, und zwar nicht *pictirubata*, sondern wie der Bastard mit *biennis gigas*. Die Pflanze ist also aus einem diploiden Pollenkorn entstanden und hat die Konstitution [pingens + rubens] · [albicans + rubens]. Kronblätter breit, Pollen 4lappig, Früchte dick. 1938/82.

1) (1) bedeutet, daß nur ein Individuum von der betreffenden Konstitution vorhanden war.

- Nr.
 1142. *pictirubata-gigas* (aus F_2 , 36/207) 1 \times Hookeri: 4 Früchte, die Samen von 3 Früchten gesät, meist klein und taub, nur einer gekeimt, Keimling in der Testa eingegangen. 1937/84.
 1143. *pictirubata* diploid 4 \times *pictirubata-gigas* 2 (beide aus F_3 , 37/49): sehr kleine Früchte (ob auch haploider Pollen beteiligt?).
 1144. *pictirubata* diploid 2 \times *pictirubata-gigas* 1 (beide aus 37/49): 3 ansehnliche Früchte. 140 Samen aus einer Frucht gesät, die Hälfte gekeimt. Blühend 67 diploide *pictirubata*, keine *gigas*. 1938/81. — Zwei im Beutel abgefallene Blüten waren in Alkohol konserviert. Auf den Narben fanden sich meist 3-, weniger 4lappige Pollenkörner; auch 4lappige waren gekeimt, aber die Schläuche noch voll Plasma.
 1145. *pictirubata* diploid, zwei Pflanzen, \times *pictirubata-gigas* 1 (alle 3 aus F_4 , 38/57): Alle Blüten abgefallen. Obere Blüten selbstbestäubt, setzen sehr gut an.
 1146. *pictilaeta cruciat* (aus 38/224, *atrovirens* \times *Lamarckiana-cruciata*) \times *pictirubata-gigas* (aus F_4 , 38/57) 1: Blüten abgefallen.
 1147. *pictilaeta* breitkronig (aus 38/245, *pictirubata* F_1 \times *Lamarckiana-cruciata*) \times *pictirubata-gigas* (aus 38/57) 1: Blüten abgefallen.
 1148. *atrovirens* \times *pictirubata-gigas* (aus F_2 , 36/207) 1: Früchte sehr klein, Samen sehr klein, taub. 1937/85.
 1149. *atrovirens* \times *pictirubata-gigas* (aus F_4 , 38/57) 1: Fruchtknoten wenig vergrößert, Samen winzig bis sehr klein, alle taub.
 1150. *atrovirens* selbst und \times *pictirubata-gigas* (aus F_3 , 37/49) 1: 3 dünne Früchte, die Samen der 2 größeren gesät, 73 gekeimt, 15 nicht gekeimt, nur *atrovirens* erwachsen. 1938/83.
 1151. *biennis cruciata* (aus 37/5) 2 \times *pictirubata-gigas* (aus 37/49) 2: 3 ansehnliche Früchte. Samen einer Frucht gesät, 87 gekeimt, 15 nicht gekeimt. 80 Pflanzen blühend, davon 6 hemigigas = *albicans* · [*pingens* + *rubens*] kräftig, hoch, schlank, rotstenglig, wenig verzweigt, mit großen ganz normalen Kronblättern ohne Defekte, 74 *biennis* aus haploidem Pollen, die meisten voll *cruciata*, wenige breitkronig bis intermediär. 1938/80.
 1152. Hookeri \times *pictirubata-gigas* (aus F_2 , 36/207) 1: etwa 100 kleine Samen aus 3 kleinen Früchten gesät, 4 gescheckte Sämlinge, 2 Schecken ausgepflanzt, bleiben im ersten Jahr schwache Rosetten. Eine hemigigas-Pflanze blüht 2jährig, erinnert an Hookeri-picta und Hookeri-rubata. Die grünen Plastiden stammen wohl aus dem Pollenschlauch, weil die erste Kreuzung (oben Nr. 1111) nur gelbe Keime gebracht hat. 1937/86.

3. Oe. (*suaveolens* \times *Lamarckiana-nanella*) *flavivelutina-gigas*.

1153. *flavivelutina-gigas* (1) 2jährig selbst: 110 *gigas*, erstaunlich gleichförmig in Blattform, Knospenform, Behaarung, alle am Stengel getupft; Kelchfärbung etwas variabel, meist kräftig rotstreifig, einige grün mit leichten roten Streifen, Stengeltupfung dann schwach; wenige schmalblättrig; kein Zwerg. 1933/48.
 1154. F_2 aus *flavivelutina-gigas* typisch 1 selbst: 76 *gigas*, sehr vielförmig, doch alle getupft; Kelche meist breit rotstreifig, einzelne weniger, 8 mit fast ganz grünem stärker behaartem Kelch; 1 schwach, niedrig, mit ziemlich kleinen Knospen, roten Kelchen, dicken kurzen Früchten (dies fast der einzige ausgesprochene *gigas*-Charakter), als Nr. 4 selbstbestäubt; 4 Zwerge, 6 Krüppel, vielleicht ebenfalls Zwerge. 1934/188.

- No.
1155. F₄ aus 34/188 Nr. 1, typisch, mit rotstreifigem Kelch, selbst: 75 Sämlinge, davon 15 klein, 59 blühend, *gigas*, im ganzen recht gleichförmig, Kelch meist stark gefärbt, schön hellrot, 2 ganz grünelchig, aber wie die anderen P: 1 schmalblättriger Abweicher; 1 Zwerg. 1935/121.
1156. F₄ aus 34/188 Nr. 2, rotkelchig, dickfrüchtig, selbst: 38 *gigas*, mit stark gefärbtem Kelch, Zusammensetzung der Familie von der vorigen nicht merkbar verschieden, abgesehen davon, daß ganz grüne Kelche fehlen. 1935/122.
1157. F₄ aus 34/188 Nr. 3, fast grünelchig, selbst: 61 Sämlinge; 20 kleine nicht ausgepflanzt; im Beet 41 *gigas*, die meisten mit stark gefärbtem Kelch, wenige fast grünelchig, 3 ausgesprochen grünelchig, doch am Stengel wenn auch spärlich getupft; 1 schmalblättriger Abweicher. 1935/123.
1158. F₄ aus 34/188 Nr. 4, schwach, rotkelchig, selbst: 48 Sämlinge; 12 schwache schmalblättrige nicht ausgepflanzt; im Beet 36 *gigas*, kräftig, rotkelchig, nicht anders als in den anderen Familien; 3 sehr schmalblättrige. 1935/124.
1159. F₅ aus 35/121 Nr. 1 typisch selbst: 84 *gigas*, Kelchfärbung sehr wechselnd, von breit rotstreifig über grün mit Spuren von Streifung (4 Pfl.) bis zu rein grün (2 Pfl.), aber alle P. 1937/76.
1160. F₅ aus 35/121 Nr. 2 grünelchig selbst: 59 *gigas*, davon 10 Zwerge; die Mehrzahl grünelchig, stärker rotstreifig 3, sehr breit rotstreifig (wie in 37/76) 1, Tupfung bald sehr spärlich bald reichlich, ganz ungetupft 4. 1937/77. — Nochmals gesät: 102 *gigas*, davon 23 Zwerge; die Mehrzahl grünelchig, dabei spärlich getupft und mit schwachen vergänglichen roten Streifen an den jungen Früchten, oder ungetupft; wenige mit stärker rotgefärbtem Kelch und stark getupftem Stengel. 1938/77.
1161. F₅ aus 37/76 typisch selbst: 86 *gigas*, meist P; kein Zwerg. 1938/73.
1162. F₅ aus 37/77 grünelchig ungetupft selbst: 84 *gigas*, davon 13 Zwerge; alle mit grünen Kelchen, grünen Früchten, ungetupftem Stengel. 1938/75.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die Konstitution verschiedener *hemigigas*-Formen läßt erkennen, daß nichtreduzierte Pollenkörner bei den heterozygotischen *Oenotheren* nicht gar zu selten die Befruchtung ausführen, und daß auch disperme Befruchtung, freilich selten, vorkommt. Am häufigsten dürften triploide Individuen aus nichtreduzierten Embryosäcken entstehen.

Von der Verbindung *pingens* · *rubens* oder *pictirubata* sind in der ersten Generation der Kreuzung *Oe. atrovirens* × *biennis* und in den Folgegenerationen unter rund 1600 Individuen 31 *gigas*-Pflanzen aufgetreten, und zwar grobenteils als diploid-tetraploide Chimären. Die Verdoppelung hat also, wie wohl allermeist beim Entstehen tetraploider *Oenotheren*, nach der Befruchtung im Embryo stattgefunden.

Oe. pictirubata-gigas hat sehr guten Pollen und ebenso gut entwickelte Samenanlagen, wie vor allem die Kreuzungen mit anderen *gigas*-Sippen zeigen, ist aber mit dem eignen Pollen durchaus steril; die Pollenschläuche bleiben bei Selbstbestäubung teils schon in den Narben, teils im Griffel stecken. Auch *gigas*-Individuen verschiedener Herkunft vermögen sich nicht wechselweise zu befruchten.

Kreuzungen breitkroniger *picturubata-gigas*-Pflanzen mit homozygotisch cruciaten Sippen zeigen, daß die verwendeten Individuen nicht $2 \times CrCr$, sondern $2 \times CrCr$ besaßen, wie es die Hypothese der somatischen Konversion der Cr-Gene annimmt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft habe ich für finanzielle Unterstützung zu danken, Fräulein Herta Kellner und Herrn Garteninspektor A. Peitscher für ihre Hilfe im Garten und im Laboratorium.

Zitierte Literatur.

- Belling, J., and Blakeslee, A. F., The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. *Americ. Naturalist* **58**, 60–70 (1924). — Blakeslee, A. F., and Avery, A. G., Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. *Journ. of Heredity* **28**, 393–411 (1937). — Brieger, F., Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Berlin 1930. — Brittingham, W. H., and Shull, G. H., The induction of triploidy through hybridization. *American Naturalist* **70**, 42 (1936). — Buchholz, J. T., and Blakeslee, A. F., Pollen-tube growth in crosses between balanced chromosomal types of *Datura stramonium*. *Genetics* **14**, 538–568 (1929). — Darlington, C. D., Polyploids and polyploidy. *Nature* **124**, 62–64, 98–100 (1929). — Gairdner, A. E., *Campanula persicifolia* and its tetraploid form, „Telham Beauty“. *Journ. of Genetics* **16**, 341–351 (1926). — Haselwarter, A., Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. *V. Zsch. f. Bot.* **31**, 273–328 (1937). — Hoeppener, E., und Renner, O., Genetische und zytologische *Oenotheren*studien. II. *Botan. Abhandl.* herausg. v. K. Goebel, Heft 15 (1929). — Ishikawa, M., Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. of Bot.* **32**, 279–317 (1918). — Levan, A., Polyploidy and self-fertility in *Allium*. *Hereditas* **22**, 278–280 (1936). — Manton, J., Some new evidence on the physical nature of plant nuclei from intra-specific polyploids. *Proc. Roy. Soc. London B* **118**, 522–547 (1935). — Matsuda, H., Cytological studies of genus *Petunia*. *Cytologia* **6**, 502–522 (1935). — Müntzing, A., The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* **21**, 263–378 (1936). — Randolph, L. F., Cytogenetics of tetraploid maize. *Journ. Agric. Research* **50**, 591–615 (1935). — Renner, O., Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. *Flora* **107**, 115–150 (1914). — Ders., Zur Kenntnis der gigas- und hemigigas-Typen bei *Oenothera*. *Flora* **128**, 123–144 (1933). — Ders., Wilde *Oenotheren* in Norddeutschland. *Flora* **131**, 182–226 (1937a). — Ders., Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der *Oenotheren*. *Zsch. f. Abst. u. Vererbungslehre* **74**, 91–124 (1937b). — Ders., Alte und neue *Oenotheren* in Norddeutschland. *Feddes Repertorium, Beiheft C* (Bornmüller-Festschrift), 94–105 (1938). — Rhoades, M. M., An experimental and theoretical study of chromatid crossing over. *Genetics* **18**, 535–555 (1933). — Schlösser, L. A., Befruchtungsschwierigkeiten bei Autopolyploiden und ihre Überwindung. *Züchter* **8**, 295–301 (1936). — Schwanitz, F., Die Herstellung polyploider Rassen bei Beta-Rüben und Gemüsearten durch Behandlung mit Colchicin. *Züchter* **10**, 278–279 (1938). — Schwemmle, J., Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-*Oenotheren*. I. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **67**, 849–876 (1928). — Seitz, F. W., Zytologische Untersuchungen an tetraploiden *Oenotheren*. *Zsch. f. Bot.* **28**, 481–542 (1934/35). — Shull, G. H., An unexpected association of factors belonging to three linkage groups in *Oenothera* and its explanation. *Proceed. Nat. Ac. of Sci.* **15**, 268–274 (1929). — Sümme, S. S., Genetics and cytology of the tetraploid form of *Primula sinensis*. *Journ. of Genetics* **23**, 447–508 (1930). — Stout, A. B., The genetics of incompatibilities in homomorphic flowering plants. *Bot. Review* **4**, 275–369 (1938). — Ufer, M., Erblichkeitsuntersuchungen an *Cleome spinosa* und ihren Gigasformen. *Zsch. f. Abst. u. Vererbungslehre* **73**, 390–393 (1937).

Vegetationskunde der Karawanken

Bearbeitet von

Erwin Aichinger

Forstmeister in Klagenfurt (Kärnten)

Mit 57 Abbildungen im Text

(„Pflanzensoziologie.“ Vegetationskundl. Gebietsmonographien. Bd. 2.)

XIII, 329 S. gr. 8^e 1933 RM 17.—, geb. 18.50

Inhalt: Allgemeiner Teil: Geographischer und klimatischer Überblick. / Methodik und Terminologie. / Bemerkungen zu den Assoziationstabellen. / Spezieller Teil: / Die Pflanzengesellschaften der Karawanken. 1. Basiphile Feisspaltengesellschaften. 2. Kalk- und Dolomitschutt-Gesellschaften. 3. Schneebodengesellschaften. 4. Ruderalvegetation. 5. Vegetation betretener Wege. 6. Quellfloren. 7. Wiesen. 8. Hochstaudengesellschaften. 9. Strauchgesellschaften. 10. Wälder und Calluna-Heiden. / Zusammenfassung. Schlüssel zum Bestimmen der Assoziationen. Literaturverzeichnis.

Die Monographie ist das Ergebnis langjähriger Beobachtungen und Untersuchungen in einem der pflanzenreichsten Gebiete der Ostalpen, das der Verfasser als Pflanzensoziologe und praktisch tätiger Forstmann in zehnjähriger Arbeit durchforscht hat.

Besonderes Gewicht legte er auf die Schilderung der bisher aus den Ostalpen weniger gut bekannten oder an dieser Stelle neu beschriebenen Pflanzengesellschaften, ebenso derjenigen, denen eine erhöhte wirtschaftliche Bedeutung zukommt. So sind vor allem die Wiesen- und Waldpflanzengesellschaften eingehender behandelt worden. Als praktisch tätiger Forstmann hat der Verfasser überall den Wert der Pflanzensoziologie für die Wirtschaft stark zu betonen versucht. Die Karawanken-Monographie wendet sich deshalb nicht nur an den Botaniker, sondern ebenso sehr an den Forstmann und an den Landwirt, sowie an den Kulturtechniker.

Der deutsche Forstwirt. 1933. Nr. 40: . . . Aichinger hat es verstanden, den an sich etwas spröden Stoff außerordentlich lebendig darzustellen; überall findet man eigene ökologische Beobachtungen eingestreut, die den Wert des Buches sehr heben. Große Bedeutung wurde entsprechend der von ihm vertretenen Schule der Gesellschaftsentwicklung der Pflanzengesellschaften geschenkt, und es ist reizvoll, sich vom Verfasser in die Pflanzenwelt der Karawanken und ihren Haushalt einführen zu lassen. Besonders glücklich ist seine Darstellung der Waldgesellschaften; hier kommt dem Verfasser seine praktische Tätigkeit sehr zustatten, und es ist erfreulich zu sehen, wie er es versteht, die Pflanzensoziologie in den Dienst der Forstwirtschaft zu stellen. Die Entwicklungsschemen sind auf Grund langer und sorgfältiger Beobachtung gewonnen und führen gut in den Auf- und Abbau des Waldes ein.

Ich sehe den Wert des Buches vor allem in der überzeugenden Darlegung der Abhängigkeit der Pflanzengesellschaften vom Standort und in den zahlreichen Hinweisen auf die Anwendbarkeit für die Praxis der Bodenbenutzung. Außerdem beweist es, daß mit der Braun-Blanquetschen Forschungsrichtung einwandfreie Resultate erzielt werden können, wenn man sich nur in ihren Geist vertieft. Rühmend muß auch die einfache, klare Sprache hervorgehoben werden, die das Buch auszeichnet; schöne Abbildungen unterstützen das Wort aufs beste.

Alles in allem ein sehr erfreuliches Buch, das ich allen Interessenten nur wärmstens empfehlen kann.

Rubner.

Österreich. botan. Zeitschrift. 1933, Heft 3: Verfasser schildert auf Grund zehnjähriger Studien die Pflanzengesellschaften der Karawanken, wobei anderweitig behandelte, z. B. die Moor-Assoziationen ganz weggelassen wurden, dafür Wiesen, Strauchbestände und Wälder ausführlicher geschildert worden sind, auch deshalb, weil ihnen eine erhöhte wirtschaftliche Bedeutung zukommt. Es werden 10 Hauptgruppen, innerhalb dieser 28 Verbände und 41 Assoziationen unterschieden. Neu dürfte der Versuch eines „Schlüssels zur Assoziationsbestimmung“ sein.

A. Ginzberger (Wien).

Die Pflanzenzelle

Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie
und Zytogenese

Von

Ernst Küster

Gießen

Mit 323 Abbildungen im Text

XII, 672 S. gr. 8°

1935

RM 34.—, geb. 36.—

Inhalt: Einleitung. / I. Protoplasma. Definition. Form und Konfiguration. Schichtung. Bewegungserscheinungen. Aggregatzustand. Struktur. Farbiges Protoplasma. Degeneration und Nekrose. Plasmodesmen. / II. Zellkern. Definition. Geschichtliches. Kernlose Protophyten. Form des Zellkerns. Größe der Zellkerne. Struktur der Zellkerne. Kernmembran. Aggregatzustand der Zellkerne. Lage der Zellkerne. Pathologie des Zellkerns. Teilung des Zellkerns. Pathologie der Mitose. Verschmelzung der Zellkerne. / III. Plastiden. Definition. Form und Größe der Chloroplasten. Zahl der Chloroplasten. Chromoplasten. Leukoplasten. Heteromorphie der Plastiden. Inhaltskörper der Plastiden. Augenfleck. Vermehrung der Plastiden. Metamorphose der Plastiden. Chondriosomen. Struktur und Aggregatzustand der Plastiden. Bewegungen der Plastiden. Funktion der Plastiden. Degeneration und Nekrose der Plastiden. Plastidenähnliche Gebilde. / IV. Vakuole. Definition. Form der Vakuolen. Entstehung. Wachstum und Vermehrung der Vakuolen. Chemie des Zellsaftes. Anisomere Zellsäfte. Viskosität des Zellsaftes. / V. Stärkekörner, Kristalle und andere tote Inhaltskörper. Stärkekörner (Größe, Form, Chemie, Entstehung, Wachstum, Schichtung, Struktur, Lösung). Kalziumoxalatkristalle. Kieselkörper. Eiweißkristalloide. Eiweißspindeln. Fette Öle und Fette, Schwefel. Gasvakuolen. Zellulosekörper. Zellulin- und Fibrosinkörner. Mikrosomen. / VI. Membran. Definition. Vorformen. Entstehung. Wachstum. Struktur. Chemische Modifikationen. Zerstörung der Membran. Verwachsung der Membran. / VII. Entwicklung der Zelle. Größe. Form. Wachstum. Teilung. Fusion. Regeneration der Zelle. Symbiose. Alter und Tod der Zellen. / Schlußwort. Literatur. Autoren- und Sachregister.

Botanisches Zentralblatt. Bd. 170 (1936), Heft 1/2: Verf. hat nicht nur die junge Disziplin der Zellphysiologie bzw. Protoplasmatik von ihren Anfängen an miterlebt, sondern darf auch einen ganz wesentlichen Anteil an ihrem Werden für sich beanspruchen. Das heute nur mehr von wenigen zu überschende Tatsachenmaterial findet in diesem Buch eine meisterhafte Darstellung. . . . Die Verdienste, die sich der Verf. mit seinem neuesten Werke unstreitig erworben hat, sind folgende: Erstens stellt es einen erstmaligen und gleich gelungenen Versuch einer Gesamtdarstellung des gegenwärtigen Standes unseres Wissens auf dem Gebiete der experimentellen Zellforschung dar und zweitens werden in ihm die Morphologie der Zelle, Entwicklungsphysiologie, experimentelle Physiologie und die Pathologie der Zelle in origineller Weise vergleichend geschildert. „Die Pflanzenzelle“ des Verfs. wird für den Zellforscher auf lange hinaus ein unentbehrliches Handbuch bleiben.

Pekarek (Graz).

Göttingische gelehrte Anzeigen. 1936, Nr. 3/4: Küster gibt den Ertrag jahrzehntelanger Forscherarbeit mit einer kritischen Behandlung eines ausgebreiteten, sorgfältig nachgewiesenen Schrifttums in lebendiger, nicht allzu knapper Form. Oft spricht uns daraus die Unmittelbarkeit mündlichen Vortrags an. . . . Viel sorgfältige, eindringliche Beschreibung der Erscheinungen, die reine Beobachtung zeigt, wird geboten. . . .

Küsters trefflich ausgestattetes und für seinen Umfang nicht teures Werk bietet eine Fülle von Stoff und anregenden Gesichtspunkten.

Prof. Dr. A. Kühn, Göttingen.

Beilage: Prospekt vom Verlag Gustav Fischer in Jena, über: „Möbius Geschichte der Botanik“.